



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

00361

5

2ej

Sistemática y Biogeografía del género
Antheraea Hübner en Norteamérica
(LEPIDOPTERA: Saturniidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A E L

Biol. MANUEL ARTEMIO BALCAZAR LARA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

MEXICO, D. F.

1991



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCION	3
1.1 ANTECEDENTES HISTORICOS. <i>Antheraea</i> AMERICANAS	3
2. MATERIAL Y METODOS	5
2.1 MORFOLOGIA	5
2.1.1 Colecciones	5
2.1.2 Preparación del material	6
2.1.3 Nomenclatura morfológica	7
2.2 METODOLOGIA CLADISTA	8
2.2.1 Taxa terminales	8
2.2.2 Caracteres Morfológicos	16
2.2.3 Construcción de cladogramas	17
2.3 BIOGEOGRAFIA	17
3. RESULTADOS	19
3.1 CATALOGO SISTEMATICO	19
<i>Antheraea polyphemus</i> (Cramer)	27
<i>Antheraea polyphemus polyphemus</i> (Cramer)	28
<i>Antheraea polyphemus olivacea</i> (Cockerell)	29
<i>Antheraea polyphemus oculea</i> (Neumoegen)	29
<i>Antheraea polyphemus mexicana</i> C.C. Hoffmann	30
<i>Antheraea polyphemus</i> ssp	33
<i>Antheraea montezuma</i> (Sallé)	36
<i>Antheraea godmani</i> (Druce)	39
3.2 CLADOGRAMAS	41
3.3 BIOGEOGRAFIA	47
3.3.1 Patrones de dispersión	47
3.3.2 Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA)	47
4. DISCUSION	51
4.1 CATALOGO SISTEMATICO	51
4.1.1 Densidad poblacional	51
4.1.2 Nuevos registros	52
4.1.3 Distribución altitudinal y vegetacional.	52
4.1.4 <i>A. polyphemus</i> ssp.	52
4.2 CLADOGRAMAS	53
4.3 BIOGEOGRAFIA	56
4.3.1 Patrones de dispersión.	56
4.3.2 Análisis de Parsimonia de Brooks.	57
5. CONCLUSIONES	63
6. LITERATURA CITADA	67

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Venación alar de <i>Actias truncatipennis</i> (Sonthonnax).	10
Fig. 2. <i>A. montezuma</i> . Edeago en vista dorsal.	15
Fig. 3. Cabeza de <i>A. godmani</i> (Druce). A. Vista dorsal; B. Vista ventral.	20
Fig. 4. Antenas de <i>A. godmani</i> (Druce), macho. A. Artejos medios; B. Apice; C. Región basal.	21
Fig. 5. Tórax de <i>A. godmani</i> (Druce) en vista lateral (coxa 1 removida).	22
Fig. 6. Venación alar de <i>A. godmani</i> (Druce).	23
Fig. 7. Principales caracteres del patrón de coloración de <i>Antheraea</i>	24
Fig. 8. <i>A. godmani</i> (Druce), macho. A. Pata anterior; B. Pata media; C. Pata posterior; D. Espolón tibial; E, F. Distitarsos.	25
Fig. 9. Principales caracteres de las armaduras genitales en <i>Antheraea</i> . A. Macho en vista ventral; B. Hembra en vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos); C. Edeago.	26
Fig. 10. Distribución geográfica conocida de <i>A. p. polyphemus</i> , <i>A. p. olivacea</i> y <i>A. p. oculatea</i>	28
Fig. 11. <i>A. p. mexicana</i> . A. macho; B. hembra.	31
Fig. 12. Genitales de <i>A. p. mexicana</i> . A. Macho, vista ventral; B. <i>id.</i> , vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).	32
Fig. 13. Distribución conocida de <i>A. p. oculatea</i> , <i>A. p. mexicana</i> y <i>A. polyphemus ssp.</i>	33
Fig. 14. <i>A. montezuma</i> . A. Macho; B. Hembra.	34
Fig. 15. Genitales de <i>A. montezuma</i> . A. Macho, vista ventral; B. <i>id.</i> , vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).	35
Fig. 16. Distribución conocida de <i>A. montezuma</i>	36

Fig. 17. <i>A. godmani</i> . A. Macho; B. Hembra.	37
Fig. 18. Distribución conocida de <i>A. godmani</i>	38
Fig. 19. Genitales de <i>A. godmani</i> . A. Macho, vista ventral; B. id., vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).	40
Fig. 20. Cladogramas más parsimoniosos encontrados del análisis de la matriz de datos para los géneros americanos de Saturniini.	42
Fig. 21. Cladogramas más parsimoniosos obtenidos de la matriz de datos para las especies americanas de <i>Antheraea</i>	46
Fig. 22. Arbol filogenético de los taxa americanos de <i>Antheraea</i> con las ramas internas numeradas para el BPA.	47
Fig. 23. Cladograma de áreas basado en las relaciones filogenéticas entre los taxa americanos de <i>Antheraea</i>	50

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Matriz de datos para los géneros americanos de Saturniini.	7
Tabla 2. Matriz de datos para los taxa de <i>Antheraea</i> americanos; el género <i>Actias</i> es utilizado como grupo externo.	9
Tabla 3. Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis cladístico de los géneros americanos de Saturniini.	11
Tabla 4-a. Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico de <i>Antheraea</i>	13
Tabla 4-b. (Continuación) Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico de <i>Antheraea</i>	14
Tabla 5. Índices de consistencia (ci) y retención (ri) de las mejores distribuciones de caracteres de los tres árboles más parsimónicos para los Saturniini americanos.	43
Tabla 6. Lista de rangos geográficos y taxa de <i>Antheraea</i> americanas.	44
Tabla 7. Índices de consistencia (ci) y retención (ri) de las mejores distribuciones de caracteres de los cuatro árboles más parsimónicos para las <i>Antheraea</i> americanas.	46
Tabla 8. Matriz datos con los códigos para los taxa de <i>Antheraea</i> a partir del cladograma con las ramas internas numeradas.	48
Tabla 9. Matriz de datos con los códigos binarios para los taxa americanos de <i>Antheraea</i>	48
Tabla 10. Matriz de datos de códigos binarios para las áreas que ocupan los taxa americanos de <i>Antheraea</i> usada en el análisis de parsimonia de áreas, después de aplicar el procedimiento de "inclusive ORing".	49

RESUMEN

Se realizó un análisis cladístico y biogeográfico de los taxa americanos de *Antheraea*. Las tres especies y cuatro subespecies reconocidas en la literatura reciente, así como una nueva subespecie de *A. polyphemus* endémica de la Sierra de los Tuxtles, Ver. fueron consideradas como taxa terminales. Para el análisis cladístico se utilizaron 19 caracteres morfológicos y la polaridad de los caracteres se determinó mediante el método de comparación con el grupo externo. Se obtuvieron cuatro árboles igualmente parsimoniosos de 24 pasos de longitud y un índice de consistencia de 0.75, después de eliminar los caracteres no informativos. En todos los cladogramas se pueden distinguir tres grupos monofiléticos: (1) las subespecies de *A. polyphemus* (raya antemediana de las alas posteriores presentes en la cara ventral; proyecciones del uncus de forma ahusada); (2) *A. polyphemus mexicana*-*A. polyphemus* ssp nov. (margen externo de las alas de los machos regularmente ondulado; ángulo apical de las alas anteriores prominente); y (3) *A. godmani*-*A. montezuma* (margen externo de las alas posteriores de los machos muy ondulado; ángulo apical de las alas anteriores muy prominente). Se aplicó el procedimiento de ponderación sucesiva, dando como resultado un solo árbol con un índice de consistencia de 0.95. Se abordaron dos enfoques diferentes de biogeografía histórica: (1) Patrones de Dispersión de Haffter y (2) Análisis de Parsimonia de Brooks. En el primer caso se consideró que *Antheraea* queda ubicado dentro del Patrón Paleamericano. El análisis de Parsimonia dio como resultado un solo árbol de longitud mínima, con 13 pasos y un índice de consistencia de 1.00, no compatible con la información geológica disponible. Se señala la importancia de profundizar en el estudio de los estadios inmaduros, ecología y análisis moleculares de los taxa americanos de *Antheraea*, así como la revisión de los taxa del Viejo Mundo para complementar o refutar los resultados de este trabajo. Finalmente se destaca la necesidad de realizar cladogramas de áreas basado en la geología histórica de México y Norteamérica, y de analizar un mayor número de análisis de parsimonia de áreas que permitan obtener resultados más robustos.

M. A. Balcanar L.

[Faint, illegible text, possibly bleed-through from the reverse side of the page]

1. INTRODUCCION

Antheraea Hübner es un género de lepidópteros de gran envergadura, pertenecientes a la subfamilia Saturniinae, tribu Saturniini. Se considera que el género contiene unas 35 especies asiáticas y tres especies americanas, anteriormente incluidas en los géneros *Teles* y *Metosamia* (Ferguson, 1971-72; Lemaire, 1978). Algunas especies del viejo mundo como *A. assamensis* (Helfer), *A. paphia* (Hübner), *A. pernyi* (Guérin-Méneville) y *A. yamamai* (Guérin-Méneville) han sido extensivamente estudiadas y cultivadas en conexión con la industria de la seda en India, China y Japón. *A. pernyi* es la fuente de la famosa seda Shantung. Algunas de estas mismas especies se utilizan ampliamente como material biológico para llevar a cabo experimentos de genética y fisiología. Por otra parte, varias de las especies asiáticas han sido citadas como defoliadoras principalmente de robles (Ferguson, 1972). En cuanto a las especies americanas, sólo *A. p. polyphemus* se puede considerar como un taxa bien conocido en cuanto a su ciclo de vida (Ferguson op. cit.).

Este género es de especial interés debido a que ha sido considerado como un grupo "primitivo" dentro de la tribu Saturniini (Michener, 1952), al igual que por su peculiar distribución, con la gran mayoría de las especies distribuidas en la región Indoaustraliana y las tres especies americanas parcialmente simpátricas. Por lo anterior considero que la realización de un análisis cladístico para *Antheraea* y la explicación de su distribución actual en términos históricos y no únicamente de su ecología, podrán servir de ayuda en la realización de diversos trabajos para la familia Saturniidae. Finalmente cabe señalar que no existen trabajos de este tipo publicados para Saturniidae.

1.1 ANTECEDENTES HISTORICOS. *Antheraea* AMERICANAS

En 1819, Hübner propuso los nombres *Antheraea* y *Teles* al mismo tiempo, sin designar especies tipo. Posteriormente, Kirby (1892) designó a *Phalaena Attacus nyctita* Drury como especie tipo de *Antheraea*. Este nombre fue utilizado principalmente para las especies del Viejo Mundo y ha tenido un uso mucho más extenso en

¹ Considerado actualmente como sinónimo o a lo más como subespecie de *A. paphia* (Hübner).

la literatura. El nombre *Telea* fue generalmente usado para una sola especie: *polyphemus*.

La primera especie americana en ser descrita fue *Antheraea polyphemus*, por Cramer en 1776, como *Phalaena Attacus polyphemus*, con base en un número de ejemplares no precisado, provenientes de Nueva York y Jamaica² (?). En 1856, Sallé describió a *Saturnia Montezuma* con base en dos ejemplares de las cercanías de Orizaba, Veracruz. Posteriormente, Druce (1892) publicó el nombre de *Telea aurelia*, con base en un número no precisado de ejemplares provenientes de Durango ["near" Durango city], México; y propuso el género *Netosamia*, dentro del cual describió a *Netosamia Godmani* de un número de ejemplares no precisados de Oaxaca, recolectados por F. D. Godman.

A partir de la subespecie nominal, han sido descritas tres subespecies, de la especie *A. polyphemus*, las tres bajo nombres infrasubespecíficos originalmente. La primera fue *Telea polyphemus* var. *oculea*³, por Neumoegen en 1883, quien aplicó el nombre para un número no precisado de ejemplares de Arizona y Nuevo México. En 1914, Cockerell (in Packard, 1914) publicó el nombre *Telea polyphemus* ab. *olivacea* con base en ejemplares provenientes de Boulder, Colorado y en 1936, Schüssler publicó el nombre de *Telea polyphemus* f. *mexicana* basado en dos ejemplares figurados bajo el nombre de *Telea polyphemus* "Mexican race", por Packard (1914). Hoffmann (1942), en la tercera parte de su "Catálogo Sistemático y Zoogeográfico de los Lepidópteros Mexicanos", consideró como parte de nuestra fauna a *Netosamia godmani*, *Netosamia montezuma*, *Telea polyphemus oculea* y *Telea polyphemus mexicana*, e indicó la distribución conocida para dichos taxa. En 1952, Michener publicó la obra monumental "The Saturniidae (Lepidoptera) of the Western Hemisphere. Morphology, Phylogeny and Classification.", que incluye una revisión hasta nivel de subgéneros y para la cual utiliza caracteres de antenas, patas, venación y sobre todo de los genitales. Fue en esta obra, que este autor mostró que morfológicamente las tres especies americanas citadas en la literatura dentro de los géneros *Telea* y *Netosamia*, no difieren en característica alguna que justifique la separación de éstas con las especies de origen Paleártico o Indo-Australiano. Este criterio ha sido seguido por los autores modernos que han escrito sobre el género, como Ferguson (1971-72) y Lemaire (1978).

² Ferguson (1972) indica que esta cita tal vez se refiera a Jamaica, Nueva York, pero considera que es mejor restringir la localidad tipo a Nueva York.

³ Considerado actualmente como sinónimo de *A. polyphemus oculea*.

⁴ Según Ferguson (1972), tal vez se trate de una especie válida.

2. MATERIAL Y METODOS

2.1 MORFOLOGIA

2.1.1 Colecciones

La colección base para la realización de este trabajo, fue la Colección Entomológica del Instituto de Biología de la U.N.A.M., además, se consultaron las siguientes colecciones: Museo de Historia Natural de la Ciudad de México, Colección particular de la familia White (Cd. de México), Colección particular González Cota (Uruapan, Mich.).

2.1.2 Preparación del material

Una parte del material de insectos adultos en estudio se conservó en sobres de papel glasine, dentro de cajas de lámina y otra parte, se montó en alfileres entomológicos, de acuerdo con la metodología propuesta por Ehrlich y Ehrlich (1961), Howe (1975), Borrer et al. (1976) y Beutelspacher (1983); que básicamente consiste en lo siguiente:

- a. Reblandecimiento de los ejemplares dentro de cámaras húmedas.
- b. Montaje de los ejemplares en extendedores.
- c. Secado.
- d. Rotulación de las etiquetas con los datos de campo.
- e. Conservación de los ejemplares en cajas entomológicas.

Cuando fue posible, se seleccionaron algunos ejemplares de las localidades más cercanas a la del Tipo. Antes de examinar la morfología de un ejemplar, se removieron ambos pares de alas y se sumergió el cuerpo entero en una solución de hidróxido de potasio al 10%, en frío durante 24 horas. Posteriormente se removieron los tejidos sin importancia taxonómica y las escamas; y se separaron los genitales. En los genitales masculinos se separó el edeago y se evaginó la vesica. En las hembras la bursa también fue evaginada. Debido al tamaño de los genitales no se hicieron preparaciones permanentes y fueron guardados en viales con una solución de etanol al 70% con glicerina, al igual que el resto del cuerpo. Además se realizaron disecciones de genitales adicionales en machos y hembras para los especímenes provenientes de las

poblaciones que ofrecían dudas sobre su reconocimiento taxonómico. Para ello se siguieron las recomendaciones de Hardwick (1950), Borrer et al. (1976), y Pastrana (1985).

Para realizar los dibujos de los genitales, se sumergieron en una solución de agua (48%), glicerina (48%) y fenol (4%) y se utilizó una cámara clara. El mismo procedimiento se siguió para dibujar la cabeza, tórax y patas. Las alas fueron aclaradas con cloro comercial (hipoclorito de sodio al 6%) y montadas entre laminillas de cristal, de donde fueron dibujadas.

2.1.3 Nomenclatura morfológica

La nomenclatura utilizada para las diversas estructuras de *Antheraea*, se basó en varios autores. En el caso de la cabeza, tórax y patas, se siguió principalmente a Michener (1952), Lemaire (1978) y Ferguson (1971-72). La terminología para la venación alar se basa en el esquema utilizado por Ackery y Vane-Wright (1984) con la adición de la nomenclatura de las venas "discocelulares" utilizada por Forbes (1923 *apud* Miller, 1987). Finalmente la nomenclatura para los genitales tiene como base los trabajos de Michener (1952), Klots (1970), Lemaire (1978) y Ferguson (1971). Con la excepción de los genitales, la nomenclatura de las diferentes estructuras de *Antheraea*, es bastante homogénea en los trabajos consultados y no causó mucho problema su empleo. En el caso de los genitales se encontraron diferencias significativas entre los nombres usados y la aplicación de los mismos por los diferentes autores. De acuerdo con Ferguson (*op. cit.*) el *gnathos* de Michener (1952) en realidad corresponde a la *transtila*, idea compartida también por Lemaire (1978) y seguida en este trabajo. Por otra parte, no existe un acuerdo en cuanto a la nomenclatura apropiada para designar a las curiosas proyecciones ramificadas posteriores de los genitales masculinos de *Antheraea*, de acuerdo con Ferguson (1972) corresponden a un lóbulo costal de las valvas, en tanto que Lemaire (1978) las considera como prolongaciones de la *transtila*; en este caso seguí al último autor. Cabe aquí mencionar que es aún necesario, en muchos casos, precisar las homólogías entre las diferentes estructuras genitales de los lepidópteros con base en estudios ontogenéticos, como ha sido señalado por Klots (1970). En las figuras que acompañan el catálogo sistemático (Fig. 3, Fig. 4, Fig. 5, Fig. 6, Fig. 7, Fig. 8, Fig. 9), se ilustran las estructuras más importantes de la morfología del género *Antheraea*.

Finalmente, para la descripción de la coloración se utilizó el catálogo de colores de Smithe (1975).

Taxa	Caracteres											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Attacini</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Agapema</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Saturnia</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>Copaxa</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
<i>Antheraea</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>Actias</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1

Tabla 1. Matriz de datos para los géneros americanos de Saturniini.

2.2 METODOLOGIA CLADISTA

En el presente trabajo se utilizaron los principios de Sistemática Filogenética *sensu* Hennig (1966); de acuerdo con éstos, sólo los taxa estrictamente monofiléticos pueden ser considerados como unidades históricas susceptibles de análisis. Para demostrar monofilia, la única base lógica es la demostración de que los taxa de un grupo dado comparten estados de carácter derivados o sinapomorfias. La distribución de las sinapomorfias es determinada mediante el criterio de parsimonia, es decir minimizando la homoplasia. Con base en las sinapomorfias, los taxa son ordenados en patrones representados por cladogramas, o diagramas ramificados jerárquicos.

Hasta la fecha, no se ha publicado ningún trabajo sobre las relaciones filogenéticas entre los taxa americanos de *Antheraea*, por lo que el primer objetivo de este trabajo es realizar un análisis cladístico para este grupo. Por otra parte, se pretende establecer si las subespecies de *A. polyphemus* constituyen realmente un grupo monofilético, ya que Ferguson (1972) sugirió la posibilidad de que *A. p. oculus* constituya en realidad una especie diferente a *A. polyphemus*.

El análisis cladístico se realizó en dos fases. En la primera se trataron de elucidar las relaciones filogenéticas entre los géneros americanos de Saturniini (con el fin de encontrar un grupo externo confiable para enraizar el cladograma de *Antheraea*); y en la segunda entre los taxa americanos de *Antheraea*.

2.2.1 Taxa terminales

La tribu Saturniini es un grupo monofilético de géneros, separada de otras tribus de Saturniidae por presentar las celdas discuales de ambos pares de alas cerradas. Por otra parte, *Antheraea* constituye un grupo monofilético por compartir las siguientes sinapomorfias: a) \bar{R}_1 está presente como una vena libre en las alas anteriores; b) la parte media del tégumen tiende a recubrir el uncus; c) la transtila se prolonga posteriormente y presenta ramificaciones (Michener, 1952; Ferguson, 1971; Lemaire, 1978). De acuerdo con Lemaire (com. pers.), las especies americanas constituyen un grupo monofilético, por lo cual me inclino después de revisar las armaduras genitales y encontrarlas extremadamente cercanas. Sin embargo, quizá constituyan un grupo monofilético que incluya alguna o algunas especies asiáticas como *Antheraea coapta* Rothschild (Lemaire, 1978). Este problema sólo podrá resolverse después de una revisión de las especies asiáticas.

En la primera parte del análisis, consideré como taxa terminales a los cinco géneros de Saturniini americanos aceptados generalmente por los autores modernos: *Agapema* Neumoegen & Dyar, *Saturnia* (*Calosaturnia*) Smith, *Copaxa* Walker, *Antheraea* Hübner, y *Actias* Leach. Para la segunda parte los taxa terminales fueron las tres especies americanas de *Antheraea*, *A. montezuma* (Sallé), *A. godmani* (Druce) y *A. polyphemus* (Cramer), así como las subespecies de ésta última: *A. p. polyphemus*, *A. p. olivacea* (Cockerell), *A. p. oculus* (Neumoegen), *A. p. mexicana* (C.C. Hoffmann), y una nueva subespecie aislada de la Sierra de los Tuxtlas, Veracruz.

2.2.2 Caracteres Morfológicos

Para el análisis cladístico de los géneros de Saturniini americanos, se emplearon un total de 12 caracteres morfológicos, todos codificados como binarios. En este caso, todos los datos fueron tomados de la literatura (Michener, 1952; Lemaire, 1978). La matriz de datos producida se encuentra en la Tabla 1.

En el análisis de los taxa americanos de *Antheraea* se seleccionaron un total de 19 caracteres morfológicos, 14 codificados como binarios y 5 multiestado (caracteres del 4 al 8) los cuales fueron codificados como no secuenciales (Tabla 2). Todos los caracteres de la literatura (Michener, 1952; Ferguson, 1972; Lemaire, 1978) fueron revisados en ejemplares o a partir de fotografías, además se buscaron y emplearon caracteres no mencionados en los trabajos consultados. La Tabla 4-a, Tabla 4-b muestran los caracteres y los estados de carácter usados en el análisis cladístico.

En las dos fases del análisis, la polaridad de los caracteres seleccionados fue determinada por el método de

Taxa	Caracteres																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Actias</i>	0	0	?	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	0	?	0	0	?	?
<i>A. p. polyphemus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. p. olivacea</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. p. oculea</i>	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. p. mexicana</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. p. ssp</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. godmani</i>	0	0	0	2	2	2	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0
<i>A. monteruma</i>	0	0	0	2	2	2	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1

Tabla 2. Matriz de datos para los taxa de *Antheraea* americanos; el género *Actias* es utilizado como grupo externo.

comparación con el grupo externo (Watrous & Wheeler, 1981; Maddison et al., 1984). De acuerdo con Michener (1952) son varias las tribus reconocidas de Saturniinae, pero las más cercanas son Attacini y Saturniini, por lo que en este trabajo se consideró a Attacini como grupo externo funcional. En el caso de *Antheraea* se consideró como grupo externo el género que apareció como "grupo hermano" en el análisis cladístico para la tribu Saturniini.

Definición de caracteres y codificación.

A continuación se enlistan los caracteres empleados en el análisis cladístico de los géneros americanos de Saturniini así como de los taxa de *Antheraea*. En la Tabla 3, Tabla 4-a, Tabla 4-b se muestra su codificación.

Saturniini

1. Celdas discales. En la tribu Saturniini, a diferencia de Attacini, las celdas discales de las alas anteriores y posteriores están cerradas por venas discocelulares.

2. Frente. Todos los géneros considerados presentan la frente convexa junto a los ojos, con excepción de *Actias*, en donde es plana. De acuerdo con Michener (1952), la frente convexa a los lados, junto a los ojos, es un carácter especializado.

3. Suturas laterofrontales. En la tribu Attacini, los géneros *Actias* y *Copaxa*, las suturas laterofrontales no son visibles. Debido a que en la familia Oxytenidae las suturas laterofrontales

M. A. Salcázar L.

están visibles, Michener (op. cit.) consideró a este estado de carácter como "especializado".

4. Alas posteriores con colas. *Actias* presenta largas colas en las alas posteriores que incluyen prolongaciones de las venas M_1 , CuA_1 , CuA_2 y $1A+2A$ (Fig. 1). Este carácter se encuentra en los géneros estrechamente relacionados *Graellsia* Grote del sur de Europa y *Argema* Wallengren de Africa y Asia tropical (Ferguson, 1972). En otros grupos de Saturniidae existen colas parecidas, pero no incluyen las venas antes mencionadas.

5. Rudimentos mandibulares. En *Antheraea* y *Actias* los rudimentos mandibulares son grandes y claramente protuberantes. Este carácter no es compartido por ningún otro género de Saturniidae en América; desafortunadamente no fue posible establecer si se presenta en algún otro género de Saturniini o Attacini asiático.

6. Subdivisión de los palpos labiales. De todos los géneros considerados, únicamente *Antheraea* y *Actias* presentan marcas claras de subdivisión de los palpos. En Saturniidae generalmente se encuentran palpos de tres artejos, sin embargo, en Ludiinae y muchos taxa de Arsenurinae, Saturniinae y Hemileucinae los palpos labiales están muy reducidos en tamaño a dos segmentos o incluso uno (Michener, 1952). Una mayor reducción de los palpos labiales fue considerada como más especializada por Michener.

7. elípeo. En la mayoría de las especies de *Copaxa* el elípeo presenta una pequeña proyección media que no se encuentra en ningún otro género de Saturniinae (Michener, 1952).

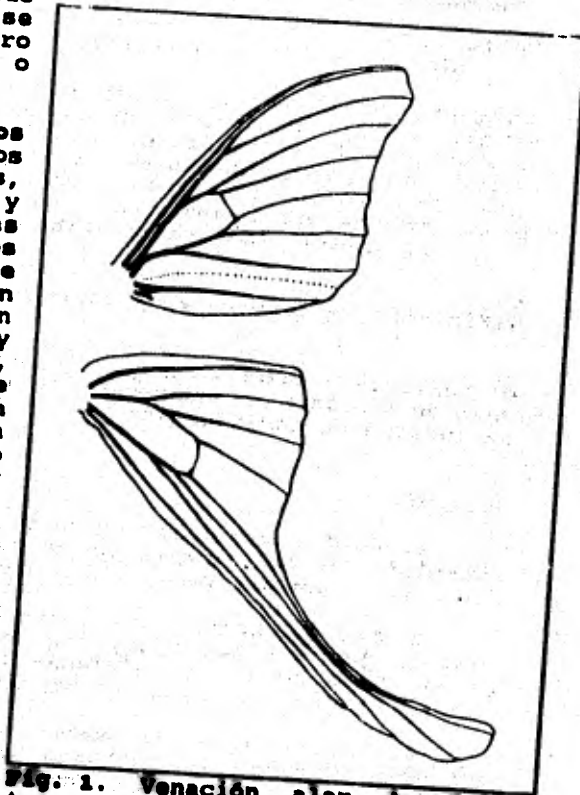


Fig. 1. Venación alar de *Actias truncatipennis* (Sonthonnax).

Carácter	Estado de carácter
1. Celdas discales	0 = abiertas 1 = cerradas
2. Frente (a los lados junto a los ojos)	0 = convexa 1 = plana
3. Suturas laterofrontales	0 = visibles 1 = no visibles
4. Alas posteriores	0 = sin colas 1 = con colas
5. Rudimentos mandibulares	0 = normales 1 = prominentes
6. Palpos labiales	0 = segmentados 1 = no segmentados
7. Clípeo	0 = normal 1 = con una proyección media
8. Conos antenales	0 = múltiples 1 = reducidos
9. Pulvilos	0 = presentes 1 = reducidos o ausentes
10. Edeago	0 = presente 1 = ausente
11. Espinas tarsales	0 = normales 1 = reducidas
12. Origen de R_1	0 = antes de R_4 1 = después de R_4

Tabla 3. Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis cladístico de los géneros americanos de Saturniini.

8. Conos antenales. Con excepción de *Agapema* y *Saturnia*, todos los géneros tienen conos antenales múltiples. Michener (*op. cit.*) consideró a los conos antenales simples como "primitivos" (el estado encontrado en *Oxytenidae*) respecto a los conos múltiples.

9. Pulvilos. Nuevamente, *Agapema* y *Saturnia* difieren del resto de los géneros por presentar los pulvilos reducidos o ausentes.

10. Edeago. *Saturnia* (*Calosaturnia*) sobresale entre los demás géneros americanos de Saturniidae por carecer de edeago (Michener, 1952; Ferguson, 1978).

11. Espinas tarsales. En el género *Copaxa*, las espinas tarsales se encuentran reducidas.

12. Origen de la vena R_1 . En *Antheraea* al igual que en la tribu *Attacini*, la vena R_1 se origina antes de la base de R_4 .

Antheraea Hübner

1. Raya antemediana de las alas posteriores en su lado ventral. En *A. godmani* y *A. montezuma* las rayas antemedianas están ausentes en la cara ventral de las alas posteriores. En *A. polyphemus* por el contrario se encuentran presentes en las cuatro alas. Este carácter se encuentra presente en algunas de las especies asiáticas (Lemaire, 1979).

2. Raya antemediana de las alas posteriores en su lado dorsal. Generalmente se encuentra representada en *A. polyphemus* (con excepción de *A. p. oculatea*) por un borde blanco rosa en el borde proximal del oculo. En las otras dos especies está completamente ausente. Nuevamente el carácter se encuentra presente en al menos algunas de las especies asiáticas.

3. Proyecciones del uncus (Fig. 9). El uncus de las especies americanas de *Antheraea* es bifido, a diferencia de algunas especies asiáticas en que es simple como *A. larisssa* (Lemaire, 1978). En *A. polyphemus* las proyecciones de uncus tienen forma ahusada y no redondeada terminalmente como es el caso de *A. godmani* y *A. montezuma*. Aparentemente no se encuentra un uncus semejante en ninguna otra especie de *Antheraea* por lo que constituye una autapomorfía. Este carácter no había sido considerado en trabajos previos de *Antheraea*.

4. Margen externo de las alas de los machos. Tanto en *A. montezuma* como en *A. godmani* los bordes externos de las alas son marcadamente ondulados. Este carácter parece ser una tendencia en las *Antheraea* americanas que comienza con apenas una insinuación en *A. p. polyphemus*, continúa con un ondulado ligero, pero claro en *A. polyphemus mexicana*, *A. polyphemus ssp* y culmina con el extremo ondulado de *A. montezuma* y *A. godmani*, sobre todo de la primera especie. Este carácter ha aparecido independientemente en varios grupos de Saturniidae.

5. Angulo apical de las alas posteriores. Nuevamente, en *A. polyphemus mexicana* empieza a sobresalir el ángulo apical de las alas posteriores, pero es en *A. godmani* y *A. montezuma* donde se presente como una proyección clara. En ninguna de las especies asiáticas revisadas se presenta esta estructura, incluso está ausente en *A. mylitta* (Drury), en la que el margen externo es ligeramente ondulado. Esto sugiere que el carácter 4 no está correlacionado con el 5.

6. Angulo apical de las alas anteriores. En *A. polyphemus* el ángulo apical de las alas anteriores es ligeramente prominente pero nunca llega a ser tan prominente como en *A. godmani* y *A. montezuma*. En varios géneros de Saturniidae se puede observar toda una serie de gradación que va de ángulos apicales redondeados hasta muy

Carácter	Estado de carácter
1. Raya antemediana (cara ventral de las alas anteriores)	0 = ausente 1 = presente
2. Raya antemediana (cara dorsal de las alas posteriores)	0 = ausente 1 = presente
3. Proyecciones del uncus	0 = redondeadas 1 = alargadas
4. Margen externo (alas anteriores de los machos)	0 = no ondulado 1 = poco ondulado 2 = muy ondulado
5. Angulo apical (alas posteriores)	0 = no prominente 1 = poco prominente 2 = muy prominente
6. Angulo apical (alas anteriores)	0 = redondeado 1 = poco prominente 2 = muy prominente
7. Anillo negro pericelular (dorso de las alas posteriores)	0 = hipertrofiado 1 = más ancho que el amarillo 2 = más angosto que el amarillo
8. Anillo negro pericelular (dorso de las alas anteriores)	0 = no invade la celda discal 1 = ocasionalmente invade la celda discal 2 = siempre invade la celda discal
9. Borde externo claro de la raya postmediana	0 = inconspicuo 1 = bien marcado

Tabla 4-a. Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico de *Antheraea*.

prominentes, por lo que considero que el carácter ha aparecido independientemente en más de una ocasión.

7. Anillo negro pericelular de las alas posteriores en su cara dorsal. La peculiar configuración de las manchas ocelares de las *Antheraea* americanas parece constituir una sinapomorfia para el grupo de especies. En *A. godmani* el anillo pericelular amarillo es más ancho que el negro, en tanto que en *A. montezuma* es más angosto y los taxa de *A. polyphemus* está hipertrofiado e invade la celda discal.

8. Anillo negro pericelular de las alas anteriores en su lado dorsal. Tanto en *A. p. olivacea* como en *A. p. mexicana*, el anillo negro pericelular invade ocasionalmente la celda discal; en *A. p. ocellata* siempre la invade y en los demás taxa no se observa ninguna

10. Raya postmediana (dorso de las alas posteriores)	0 = delgada 1 = ancha
11. Media luna azul (cara ventral de las alas anteriores)	0 = ausente 1 = presente
12. Contraste ventral	0 = normal 1 = marcado
13. Manchas subapicales	0 = dos 1 = una
14. Raya postmediana (dorso de las alas anteriores)	0 = continua 1 = interrumpida entre C y R ₅
15. Primer proceso de la transtilla	0 = normal 1 = desplazado posteriormente
16. Transtilla	0 = normal 1 = con dos prolongaciones ramificadas
17. Lóbulo medio del sáculo (en vista ventral)	0 = angosto 1 = ancho
18. Juxta (en vista ventral)	0 = normal 1 = se une a la transtilla casi hasta su ápice
19. Apice del edeago	0 = normal 1 = bifido

Tabla 4-b. (Continuación) Caracteres y estados de carácter usados en el análisis cladístico de *Antheraea*.

traza de penetración hacia el interior de la celda discal.

9. Borde externo claro de la raya postmediana. En todos los taxa americanos de *Antheraea* se encuentra un borde claro bien marcado en el lado distal, con excepción de *A. p. polyphemus* y *A. godmani*.

10. Raya postmediana de las alas posteriores de los machos en la cara dorsal. En cuatro taxa: *A. p. oculos*, *A. p. mexicana*, *A. polyphemus ssp* y *A. montezuma* la raya postmediana es muy ancha, a diferencia de los demás taxa en que es angosta.

11. Media luna azul de las manchas ocelares en la cara ventral de las alas anteriores. En *A. p. oculos*, *A. p. mexicana* y *A. polyphemus ssp* se encuentra una zona con escamas azules en forma de media luna entre los anillos periocelares negro y amarillo en la región proximal. En los ocelos de *A. montezuma* y *A. p. polyphemus* falta generalmente en este parche de coloración y está totalmente ausente en *A. godmani*.

12. Contraste ventral de ambos pares de alas. *A. p. oculosa* y *A. p. olivacea* presentan en su cara ventral un patrón de dibujo claramente marcado y contrastante con el color de fondo. Algunos ejemplares de *A. p. mexicana* llegan a presentar un cierto contraste, pero en la mayoría de los ejemplares revisados no es clara.

13. Manchas subapicales. *A. polyphemus* y *A. montezuma* presentan dos manchas subapicales triangulares, mientras que en *A. godmani* sólo se encuentra una muy pequeña.



Fig. 2. *A. montezuma*. Edeago en vista dorsal.

14. Raya postmediana de las alas anteriores en la cara ventral. En todas las especies revisadas, tanto asiáticas como americanas, la raya postmediana se interrumpe claramente en algún punto entre C y R_3 , por lo que no alcanza el margen costal.

15. Primer proceso de la transtila. De las tres especies de *Antheraea* americanas, *A. montezuma* es la única especie en que el primer proceso de la transtila migra de su posición hacia un punto posterior. Los procesos de la transtila son extremadamente variables intraespecíficamente en cuanto a su forma y tamaño, pero en los ejemplares examinados de *A. montezuma* este carácter siempre fue constante. Considero se trata de una autapomorfía. Este carácter no había sido considerado en trabajos anteriores de *Antheraea*.

16. Transtila. (Fig. 9). Los genitales de *Antheraea* presentan un par de brazos posteriores ramificados que aparentemente son prolongaciones de la transtila y que les confieren una apariencia inconfundible. Este carácter no se encuentra en ningún otro género de Saturniidae, es por tanto una autapomorfía para el género.

17. Lóbulo medio del sáculo en vista ventral. En *A. polyphemus* y *A. montezuma*, el lóbulo del sáculo es muy angosto en vista ventral, mientras que en *A. godmani* es mucho más ancho. Este carácter no había sido reportado en la literatura.

18. Juxta. En vista lateral, los ápices de la transtila y juxta están claramente separados (si bien están unidos formando un anillo anteriormente) en *A. polyphemus* y *A. montezuma*; en *A. godmani* se observa una relación más estrecha y la unión se continúa hasta casi los extremos de estas estructuras. Este carácter no había sido empleado en otros trabajos de *Antheraea*.

M. A. Balcázar L.

19. Apice del edeago (Fig. 2). En *Antheraea*, el ápice del edeago es bifido. Es la primera vez que se registra este carácter; en todas las demás especies de *Antheraea* el edeago termina en una punta aguda única. Se reporta por primera vez este carácter.

2.2.3 Construcción de cladogramas

Los datos de las matrices (Tabla 1, Tabla 2) fueron analizados mediante el paquete filogenético Hennig86, versión 1.5 (Farris, 1988; Platnick, 1989), en una computadora personal compatible con IBM. En cada corrida se aplicó la opción de enumeración absoluta ("implicit enumeration", ie); de acuerdo con Farris (*op. cit.*), este algoritmo asegura el encontrar los árboles de longitud mínima, es decir los más parsimoniosos. Posteriormente se aplicó el procedimiento de ponderación sucesiva ("successive weighting", $x \rightarrow w$), a los árboles obtenidos, que calcula pesos para los caracteres a partir de sus mejores distribuciones en los árboles más parsimoniosos por medio de consistencias reponderadas ("rescaled consistencies") (rc), que son el producto de la consistencia de caracteres (c) por el índice de retención de carácter (r).

$$rc = c r$$

El índice de consistencia está definido por la fórmula:

$$c = m/s.$$

En donde m representa el número mínimo de cambios en el carácter y s el número de cambios en el árbol, para una topología dada. Por lo anterior, el índice de consistencia (c) es una medida de la cantidad adicional de cambios de un carácter respecto del mínimo número teórico. Por otra parte, el índice de retención (r) tiene la fórmula:

$$r = g-s/g-m$$

En donde g corresponde al máximo número posible de cambios de un carácter para cualquier topología. Es decir, que el índice de retención expresa qué tan acerca están los caracteres de aparecer en su peor expresión.

El producto (rc) se mide en un rango que va del 0 al 10. Este índice permite desechar o dar un menor peso a los caracteres que son poco informativos para establecer las relaciones filogenéticas entre un grupo de taxa dados, es decir, aquellos que requieren de una mayor cantidad de homoplasia, para explicar su distribución en todas las topologías de longitud mínima. Este

procedimiento se repite en los árboles obtenidos sucesivamente, hasta que ya no haya más cambios en su longitud (Farris, 1989).

2.3 BIOGEOGRAFIA

La biogeografía histórica es la rama de la investigación biológica que intenta explicar la distribución actual de los taxa con base en su historia y la historia geológica de las áreas que habitan y no exclusivamente en términos de su ecología actual. Tradicionalmente se ha explicado la distribución de los taxa por medio de hipótesis dispersionistas (como las propuestas por Darlington, 1957); de acuerdo con estas ideas, los diferentes grupos de organismos deben su distribución a que ellos mismos o sus ancestros se dispersaron hacia las áreas donde se encuentran actualmente. Por otra parte, Croizat, Nelson y Rosen (1974) propusieron como alternativa una explicación vicariancista, según la cual la distribución de los taxa se debe a que sus ancestros originalmente se hallaban en donde éstos se encuentran actualmente, por lo que los taxa presentes en una área dada evolucionaron en el mismo lugar. Estos autores señalaron que bajo el modelo de especiación alopátrica, especies estrechamente relacionadas representan partes aisladas de una población ancestral originalmente unida, que se ha dividido por la aparición de alguna barrera (v. gr. han sufrido vicariancia).

En México, generalmente se han seguido teorías de tipo dispersionista. En el caso de la Zona de Transición Mexicana (STM) y referente a la entomofauna, las teorías propuestas por Halffter (1964, 1976, 1978) han sido las más recurridas. Este autor propuso cinco patrones de dispersión en la STM y definió a estos patrones como la distribución actual de un cenocrón u horofauna, conjunto de organismos que originados o integrados como tal conjunto en una área determinada, coexisten durante un prolongado lapso de tiempo, teniendo una historia biogeográfica común. Estos patrones funcionan como unidad de referencia y comparación para analizar y confrontar las peculiaridades de la distribución de cada taxa (Halffter, 1976). La ubicación de un taxon dentro de un patrón de dispersión particular se basa principalmente en: a) el origen y las afinidades de los taxa (v. gr. neárticos, paleárticos y neotropicales) y b) según la antigüedad de su establecimiento.

La biogeografía de la vicariancia, por otra parte, es una disciplina joven, que se ha desarrollado principalmente en los últimos quince años. Este procedimiento estipula que los cladogramas de taxa sean transformados en cladogramas de áreas y que los cladogramas de áreas de tres o más regiones sean comparados para revisar si existe congruencia entre ellos. Si los cladogramas de áreas de diferentes grupos de organismos coinciden para un conjunto de regiones, entonces esta congruencia sugiere que las distribuciones de los taxa reflejan un patrón general de

interrelaciones de las áreas y su historia (Platnick y Nelson, 1981).

De las diferentes técnicas propuestas, en este trabajo sigo, con algunas modificaciones, la de Brooks (1981, 1988), que se basa en el principio de parsimonia (llamada BPA por Wiley, 1988b). Esta metodología consiste esencialmente en lo siguiente:

1. Reconstrucción de las relaciones filogenéticas de los miembros de un clado.
2. El cladograma obtenido es tratado como una serie de transformación multiestado completamente polarizada, en la cual cada taxon y cada rama interna del árbol son numerados.
3. Así cada taxon tiene un código, según las ramas en que se encuentra, que indica tanto su identidad como su ancestría común. Estos códigos a su vez son transformados en una matriz de datos en la que la presencia de un número en el código de especie es representada por un "1" y la ausencia como "0".
4. Posteriormente los nombres de las especies son reemplazados por su distribución geográfica.
5. Cuando más de una especie se distribuye en una área dada se emplea un procedimiento llamado "inclusive ORing" (Cressey et al. 1983), en la que los códigos se combinan.
6. Finalmente, se produce un nuevo cladograma de áreas, ahora basado en las relaciones filogenéticas de las especies.
7. El cladograma de áreas se compara con un cladograma de áreas obtenido a partir de datos geológicos.

El BPA se inicia, asumiendo que todas las áreas son unidades históricas únicas y que no han ocurrido extinciones ni dispersiones, de acuerdo con el "postulado cero" de Wiley (1988a,b). Una vez obtenido el cladograma de áreas, se examinan las homoplasias *a posteriori* y dependiendo del caso se le dan los siguientes tratamientos: a) en el caso de miembros simpátricos del mismo clado, se recodifican considerando áreas múltiples; b) para taxa de amplia distribución, se favorecen paralelismos sobre regresiones sólo si la ubicación de los taxa en el cladograma de áreas es inconsistente con las relaciones entre grupos hermanos; y c) para los taxa ausentes ("missing taxa") se utiliza el código de dato ausente ("?" en el caso de Hennig86), interpretando la ausencia *a posteriori* como primitiva o derivada.

⁵ Una revisión metodológica en biogeografía de la vicariencia se encuentra en Brooks, 1990.

3. RESULTADOS

3.1 CATALOGO SISTEMATICO

Antheraea Hübner

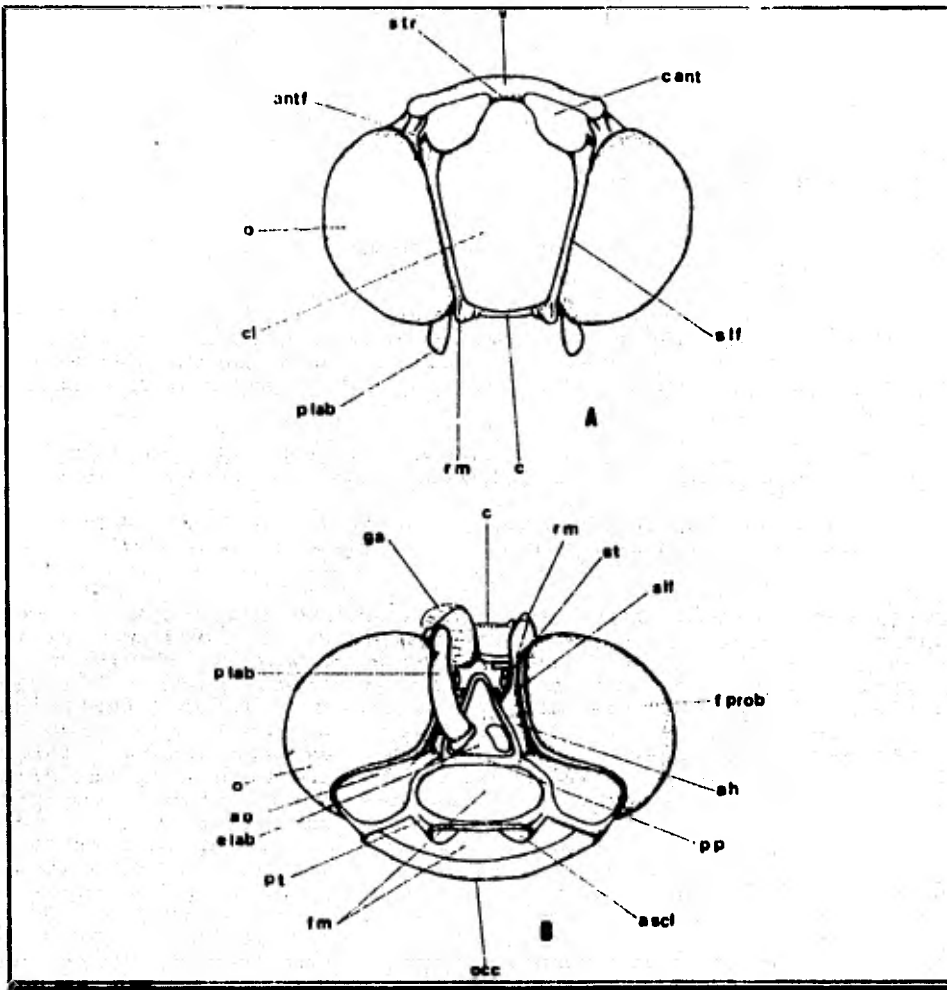
Antheraea Hübner, [1819], Verzeichniss bekannter Schmettlinge [sic]: 152. Especie tipo: *Phalaena mylitta* Drury, 1773, ahora considerada como sinónimo o a lo más como subespecie de *A. paphia* (Hübner). Designada por Kirby, 1892, A Systematic Catalogue of Lepidoptera Heterocera, I: 759.

Teles Hübner, [1819], Verzeichniss bekannter Schmettlinge [sic]: 154. Especie tipo: *Phalaena polyphemus* Cramer, 1775, por monotipia.

Netosamia Druce, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 6, 9: 276. Especie tipo: *Netosamia godmani* Druce, 1892, por designación original.

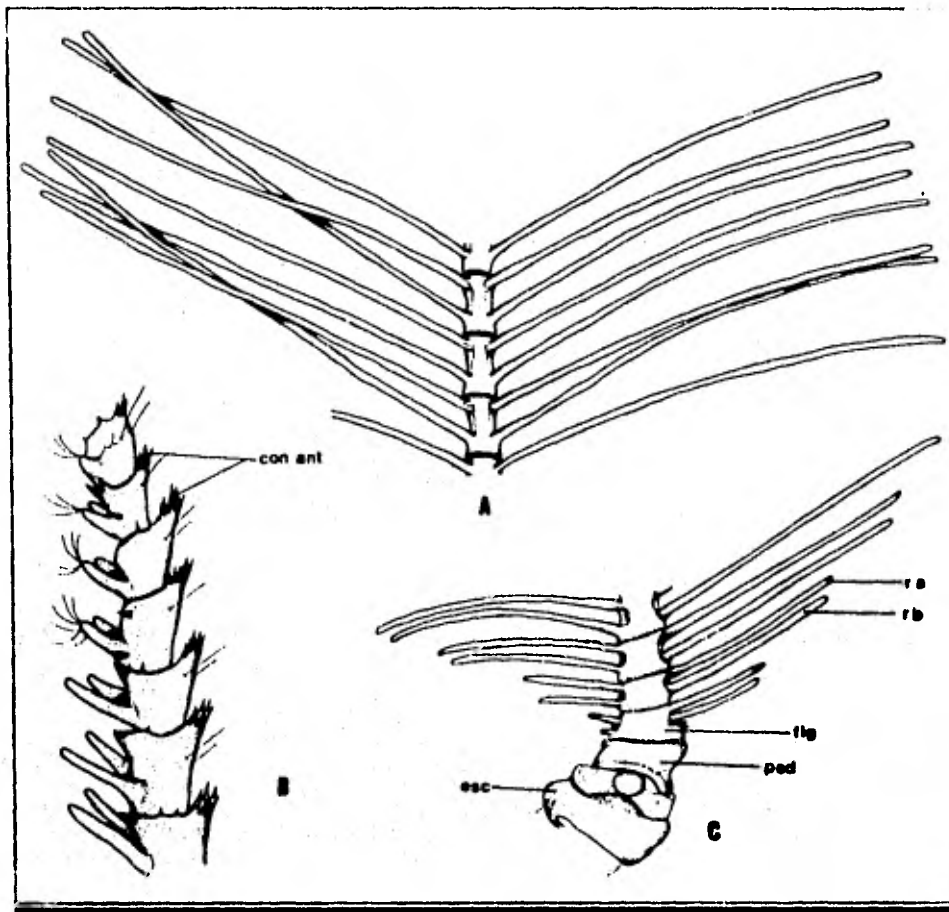
Diagnosis.- Cabeza (Fig. 3): ojos grandes; distancia más corta entre los ojos ligeramente inferior que su longitud, extremo superior de los ojos llega casi hasta el margen inferior de las cavidades antenales; frente lisa a los lados, junto a los ojos; suturas laterofrontales bien marcadas; fosas tentoriales inconspicuas; clipeo cerca de seis veces más ancho que largo, sin pilíferos. Rudimentos mandibulares extremadamente largos, adyacentes al margen de los ojos, se extienden más allá del clipeo y frentes. Fosa proboscideal más larga que ancha; estípites maxilares pequeños, no alcanzan las cavidades de los palpos; gálea relativamente larga, robusta, truncada y de apariencia carnosa, no enrollada; esclerito labial largo, poco esclerosado; los palpos se originan cerca del extremo posterior de la fosa proboscideal, de tres artejos poco diferenciados, alcanzan la frente; puente postoccipital angosto. Antenas (Fig. 4) ligeramente más largas que el tórax; las del macho cuadripectinadas casi hasta el ápice, unos cuantos de los últimos artejos bipectinados, ramas muy largas y delgados, casi rectos, con sedas muy largas; ramas apicales casi tan largas como las basales. Antenas de la hembra cuadripectinadas, aunque las ramas son más cortas; ramas apicales más robustas, de cerca de una cuarta parte de la longitud de las ramas basales, con sedas cortas e inconspicuas. Ramas apicales surgen más cerca de las ramas basales del siguiente artejo que de las basales del mismo

Fig. 3. Cabeza de *A. godmani* (Druce). A. Vista dorsal; B. Vista ventral.



a.h. = área hipostomal; a.o. = área occipital; antf = antenifero; c = clipeo; c.ant. = cavidad antenal; cl = clipeofrente; e. lab. = esclerito labial; f.m. = foramen magnum; f. prob. = fosa proboscidea; ga = gálea; o = ojo; p.p. = puente postoccipital; p.lab. = palpo labial; r.m. = rudimento mandibular; s.lf. = sutura laterofrontal; st. = estipites; s.tr. = sutura transfrontal; v = vértex.

Fig. 4. Antenas de *A. godmani* (Druce), macho. A. Artejos medios; B. Apice; C. Región basal.

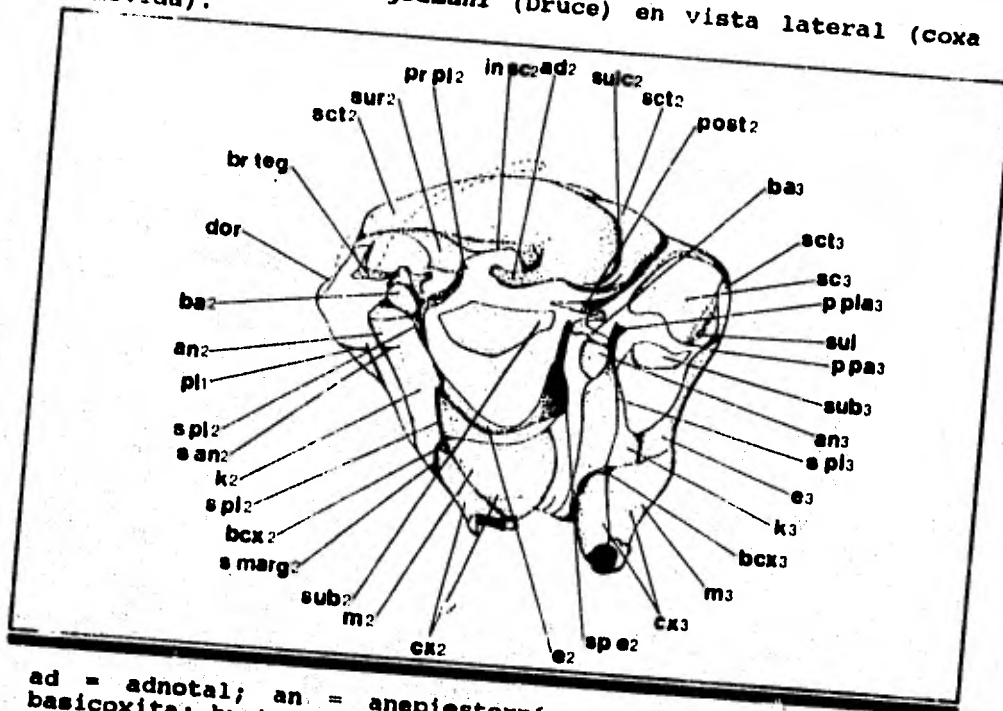


con.ant. = conos antenales; esc. = escapo; fig. = flagelo;
ped. = pedicelo; r.a. = ramas apicales; r.b. = ramas basales.

artejo. Tórax (Fig. 5): cubierto por escamas en forma de pelos, entre cuyas bases se encuentran dispersas escamas anchas; anepisternón pequeño; sutura anepisternal inclinada ligeramente

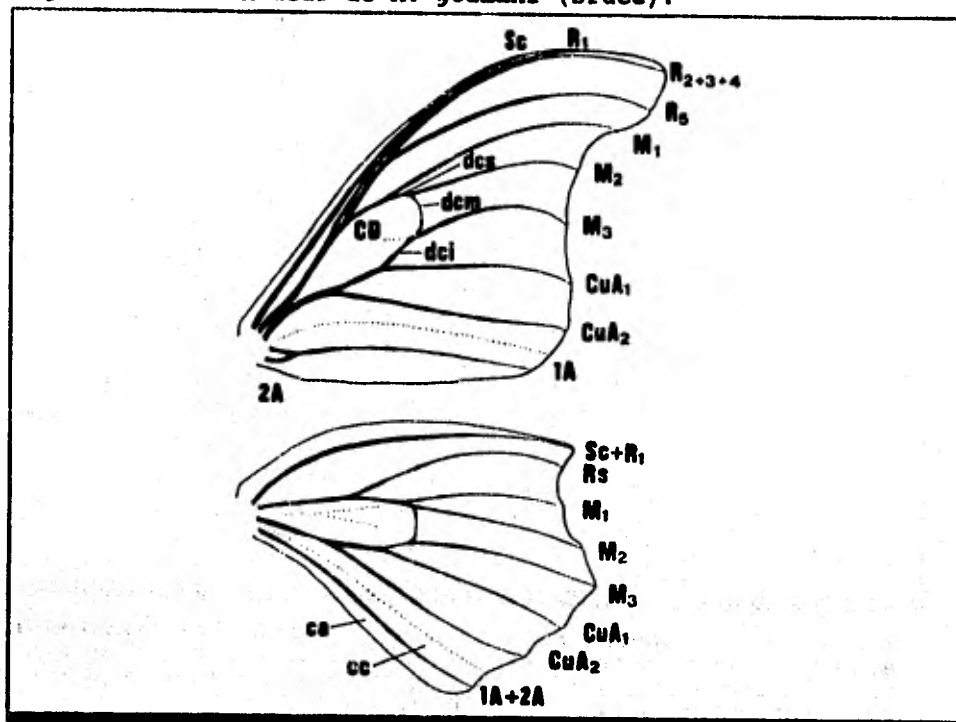
M. A. Baldozar L.

Fig. 5. Tórax de *A. godmani* (Druce) en vista lateral (coxa 1 removida).



ad = adnotal; an = anepiosternón; ba = basalar; bcx = basicoxita; br.teg. = brazo tegular; cx = coxa; dor = placa dorsal del notó; e = epimeron; in.sc. = insición escutal; k = catepiosternón; m = meron; p.pa. = puente postalar; p. pla. = proceso pleuroalar; pl = pleura; post = postalar; pr. pl. = proceso pleuroalar; s.an. = sutura anepisternal; s.marg. = sutura marginopleural; s.pl. = sutura pleural; sc. = escuto; sct = escutelo; sp.e. = sección postalar del epimeron; sub = subalar; sul = sulcus escutal; sulc = surco escuto-escutelar; sur = suralar.

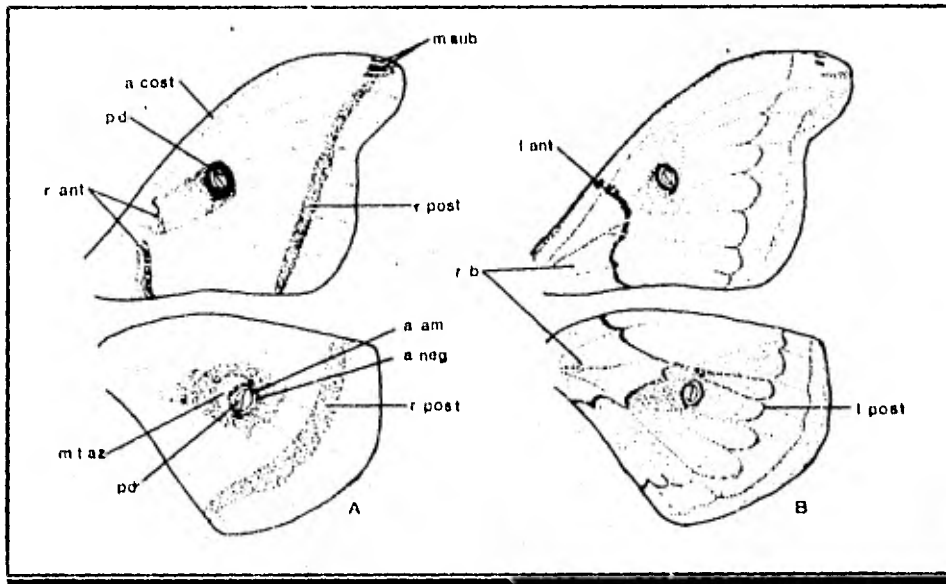
hacia arriba posteriormente. Alas anteriores (Fig. 6, Fig. 7): triangulares, alargadas, generalmente falcadas en los machos; dorsalmente con una raya submediana angosta, dividida en dos secciones en el nivel del cúbito y una raya postmediana más ancha, puede existir una banda mediana difusa; una o dos manchas triangulares subapicales, manchas oclares formadas por un punto hialino en el ápice de la celda discal rodeado por un anillo

Fig. 6. Venación alar de *A. godmani* (Druce).

A = vena anal; ca = celda anal; cc = celda cubital; CuA = vena cubitoanal; CD = celda discal; dci = vena discocelular inferior; dcm = vena discocelular media; dcs = vena discocelular superior; M = vena mediana; Rs = sector radial; Sc = vena subcoatal.

amarillo pericelular, seguido de uno negro, entre estos anillos y basalmente una mancha en forma de media luna azul; ventralmente con el mismo dibujo dorsal pero más difuso, la raya anteromediana puede estar ausente, la postmediana más bien lunular; vena R con tres ramas; vena R, muy larga, se origina antes de la base de $M_{1,2}$. **Alas posteriores:** ángulo apical generalmente prominente, margen externo ondulado; dorsalmente con una raya postmediana ancha, raya anteromediana usualmente ausente, manchas ocelares iguales a las de las alas anteriores, pero más desarrolladas; ventralmente se repite el dibujo dorsal difuso, el área media generalmente

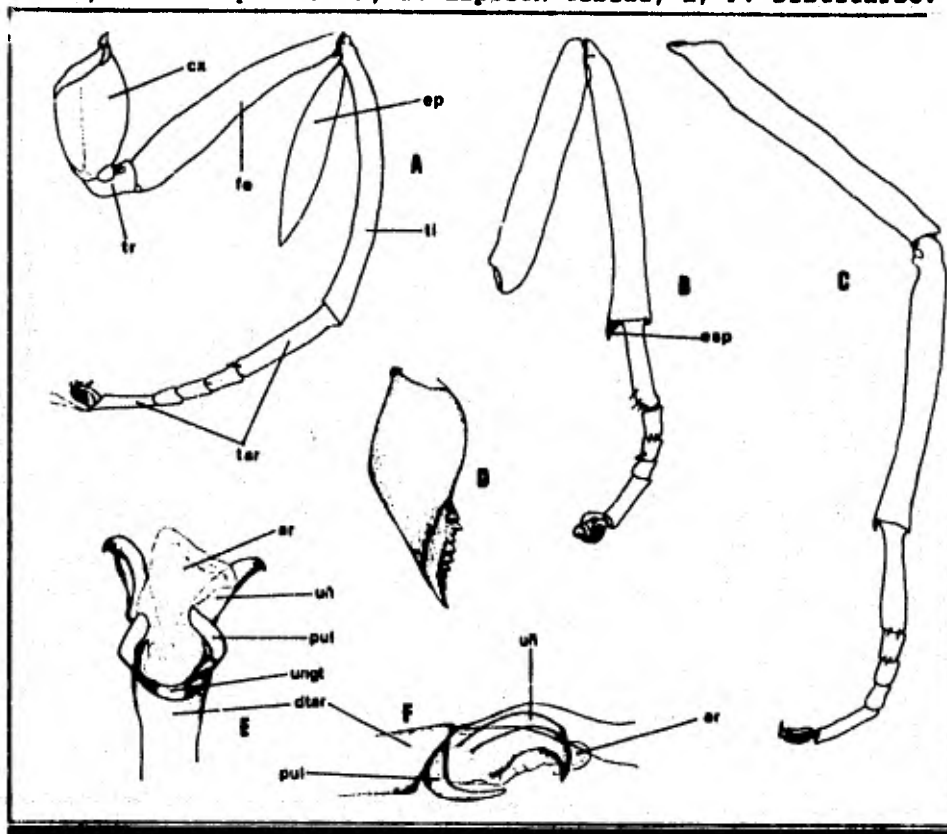
Fig. 7. Principales caracteres del patrón de coloración de *Antheraea*.



a.cost. = área costal; a.am. = anillo amarillo pericelular; a.neg. = anillo negro pericelular; m.l.az. = media luna azul; p.d. = punto discal; r. ant. = raya anteromediana; r.post. = raya postmediana; r.b. = región basal.

contrastante. **Patas** (Fig. 8): epifisis del macho grandes, las de la hembra más pequeñas y delgadas; espolones tibiales casi cubiertos por las escamas; la región distal cóncava en un lado, márgenes fuertemente serrados; artejos tarsales con numerosos pares de espinas apicales y subapicales en la superficie inferior de los artejos uno a cuatro; uñas finamente serradas; arolia y pulvilos bien desarrollados. **Genitales masculinos** (Fig. 9); uncus bifido, las puntas relativamente largas, muy recurvadas ventralmente; gnathos ausente; de la transtila emergen hacia la parte posterior dos brazos característicos, con dos procesos internos, los brazos portan apicalmente sedas diferenciadas; anteriormente, transtila soldada con el borde posterior de la juxta, con la que forma un anillo completo; vinculum muy largo, saco saliente; valvas relativamente cortas; sáculo con un proceso medio prominente. **Edoago** relativamente delicado; vesica dorsal. **Genitales femeninos** (Fig. 9): placa genital circunvaginal, unida lateralmente con el

Fig. 8. *A. godmani* (Druce), macho. A. Pata anterior; B. Pata media; C. Pata posterior; D. Espolón tibial; E, F. Distitarso.

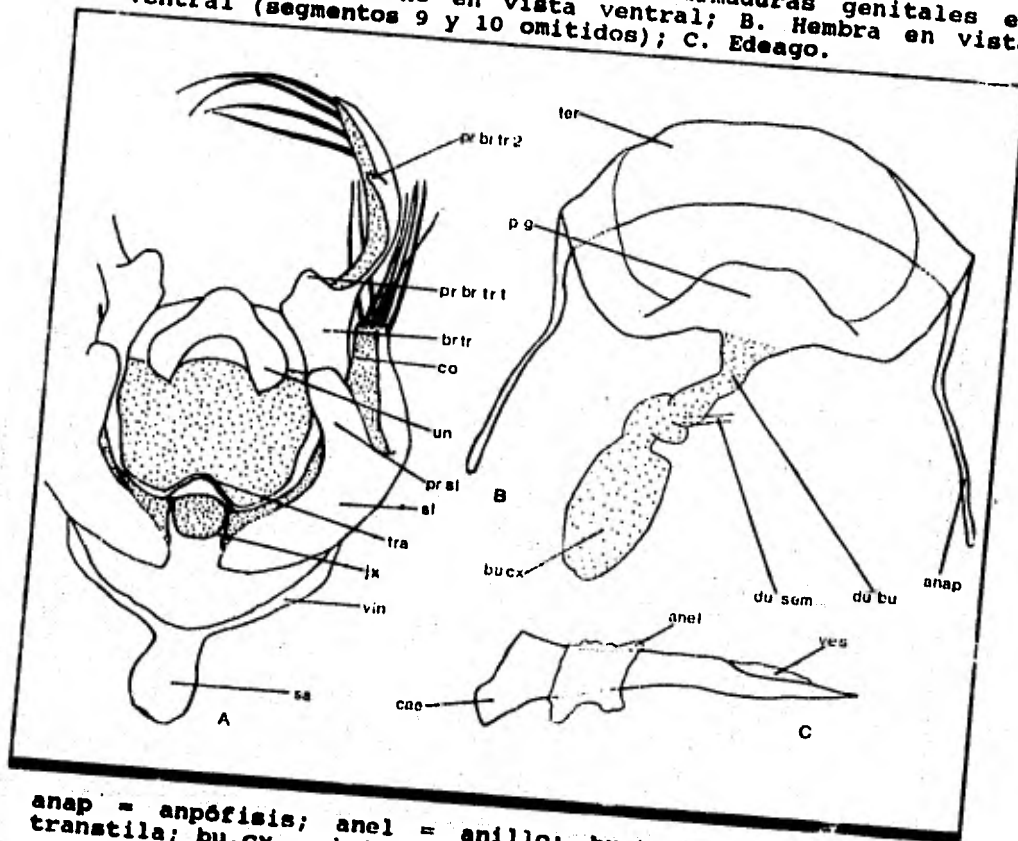


ar = arolia; cx = coxa; dtar = distitarsos; ep = epifisis;
 esp = espolón tibial; fe = fémur; pul = pulvilos; ungt =
 unguitractor; un = uña; tar = tarsos; ti = tibia; tr =
 trocanter.

terguito por medio de dos brazos esclerosados; ducto de la bolsa copuladora membranoso, difícil de distinguir de la parte posterior de la bolsa copuladora; el ducto seminal sale relativamente lejos del orificio de la bolsa copuladora; anapósis muy largas.

M. A. Balcázar L.

Fig. 9. Principales caracteres de las armaduras genitales en *Anthuraea*. A. Macho en vista ventral; B. Hembra en vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos); C. Edeago.



anap = anpófisis; anel = anillo; br.tr. = brazo de la transtila; bu.cx. = bolsa copuladora; cae = caecum penis; co = costa; du.bu. = ducto de la bolsa copuladora; du.sem. = ducto seminal; jx = juxta; p.g. = placa genital; pr.br.tr. = proceso del brazo de la transtila; pr.sl. = proceso del sáculo; sa = saco; sl = sáculo; ter = terguito; tra = transtila; un = uncus; ves = vesica; vin = vínculo.

Observaciones.- Se considera que el género contiene unas 35 especies asiáticas y australianas (Ferguson, 1971-72), con las

cuales las tres especies americanas fueron combinadas por Michener (1952).

***Antheraea polyphemus* (Cramer)**

Phalaena Attacus Polyphemus Cramer, [1775]: 8, pl. 5, fig. A, B, macho.

Phalaena Arcuata Fenestra Perry, 1811: [303, pl. 75] macho.
Phalaena Arcuata Fenestra Perry; KIRBY, 1892: 751, no. 1 (sin.).

Tipos.-

polyphemus Cramer. Lectotipo: 1 macho, [ejemplar figurado por Cramer], Nueva York, "Jamaica" (Col. Cramer). Desaparecido.
fenestra Perry. Lectotipo: 1 macho, [ejemplar figurado por Perry, desaparecido].

Diagnosis.- Margen externo nunca muy ondulado; proximalmente el anillo negro pericelular de las alas posteriores está fuertemente hipertrofiado.

Redescripción.-

Macho.- **Cabeza:** coloración variable. **Tórax:** coloración variable desde tonos amarillos hasta ocre. **Alas anteriores:** triangulares, ligeramente falcadas, margen externo a lo mas ligeramente ondulado; área costal salpicada de escamas blancas y negras; raya anteromediana bien marcada; raya postmediana variable continua o lunular, en general está distalmente bordeada de blanco, se interrumpe entre R₂ y C; dos manchas subapicales. Ventralmente se encuentran presentes los dos segmentos de la raya anteromediana. **Alas posteriores:** ángulo apical apenas saliente; raya anteromediana puede estar representada por un margen proximal claro en los ocelos; raya postmediana gruesa, convexa, generalmente bordeada de escamas claras distalmente; anillo negro pericelular hipertrofiado basalmente. Ventralmente se encuentra presente la raya anteromediana. **Abdomen:** de coloración tan variable como el tórax. **Genitales:** uncus bifido, procesos largos y ahusados; proceso del sáculo muy delgado en vista ventral; juxta robusta y prominente. **Edeago** pequeño y delicado; **vesica** dorsal.

Hembra.- Semejante al macho, alas no falcadas.

Genitales: placa genital variable, brazos laterales robustos; ducto de la bolsa copuladora largo; bursa relativamente amplia; anapófisis largas.

Distribución.- (Fig. 10) Canadá meridional hasta las montañas del sur de México.

***Antheraea polyphemus polyphemus* (Cramer)**

- Telea polyphemus polyphemus* Cramer; DRAUDT, 1930: 797.
Telea polyphemus polyphemus Cramer; SCHÜSSLER, 1936: 33.
Telea polyphemus polyphemus Cramer; BOUVIER, 1936: 166, fig. 49.
Antheraea polyphemus polyphemus (Cramer); MICHENER, 1952: 486, fig. 92, 398-400.
Antheraea polyphemus polyphemus (Cramer); FERGUSON, 1972: 200, fig. 25 a, pl. 14, fig. 15, 16 macho, pl. 15, fig. 3 hembra, 5 macho.
Antheraea polyphemus polyphemus (Cramer); LEMAIRE, 1975: 94.
Antheraea polyphemus polyphemus (Cramer); LEMAIRE, 1978: 209, pl. 46, fig. 1.

Diagnosis.- Margen externo a lo sumo ligeramente ondulado; proximalmente el anillo negro pericelular de las alas posteriores está fuertemente hipertrofiado; borde externo blanco de la raya postmediana generalmente ausente.

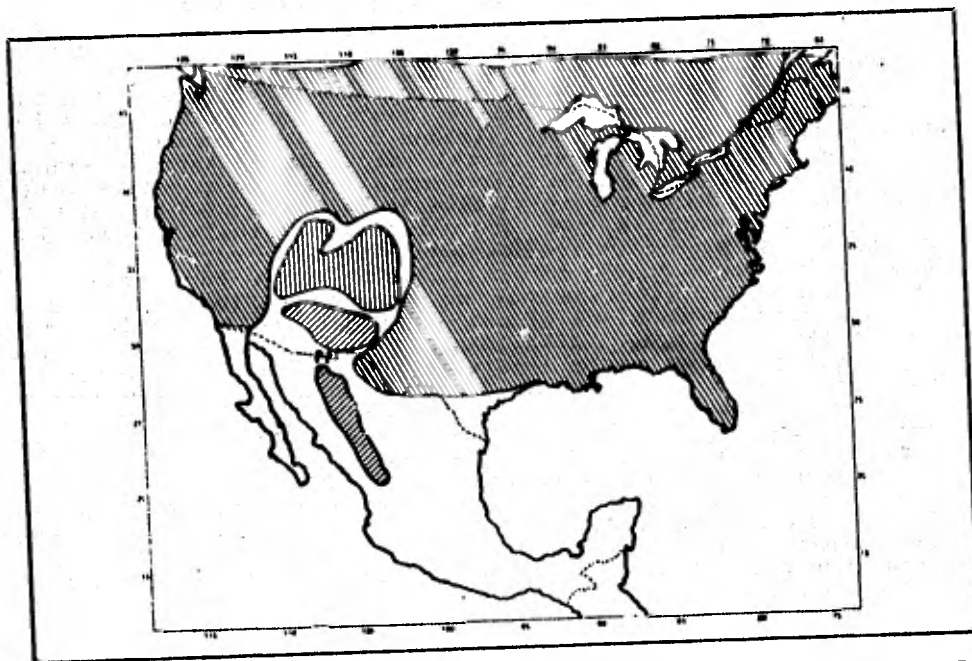


Fig. 10. Distribución geográfica conocida de *A. p. polyphemus*, *A. p. olivacea* y *A. p. oculus*.

Distribución.-(Fig. 10) Es el saturnido más ampliamente distribuido en Norteamérica. Canadá y los Estados Unidos: de costa a costa, desde la Península de Gaspé y el Lago St. John en Quebec, Smoky Falls en el Río Mattagami, Geraldton y el Lago Nipigon, Ontario, Manitoba central, Saskatchewan, Alberta y Columbia Británica hasta el norte de México, con excepción de las regiones ocupadas por las subespecies *A. p. oculata* y *A. p. olivacea* (además de las últimas regiones, sólo parece estar ausente en la región costera de Texas) (Ferguson, 1972).

***Antheraea polyphemus olivacea* (Cockerell)**

- Teia polyphemus* ab. *olivacea* Cockerell, 1914: 206.
Teia polyphemus f. *olivacea* Cockerell; DRAUDT, 1930: 797.
Teia polyphemus polyphemus f. *olivacea* Cockerell; SCHÜSSLER, 1936: 41.
Teia polyphemus ab. *olivacea* Cockerell; BOUVIER, 1936: 166.
Antheraea polyphemus olivacea (Cockerell); FERGUSON, 1972: 203, pl. 15, fig. 4 macho.
Antheraea polyphemus olivacea Ferguson (sic); LEMAIRE, 1975: 94.
Antheraea polyphemus olivacea (Draudt); LEMAIRE, 1978: 211.

Tipos.-

polyphemus olivacea Draudt. Lectotipo: 1 hembra, Estados Unidos, Colorado, Boulder, [VII- 1912 (O. Wangelin)] (N.M.N.H.).

Diagnosis.-Margen externo nunca muy ondulado; proximalmente el anillo negro pericelular de las alas posteriores está fuertemente hipertrofiado; color de fondo amarillo ocre; dibujo ventral contrastante.

Distribución.-(Fig. 10).- E.U.A.. Colorado: Glenwood Springs; Denver; Boulder. Utah: Stockton; Eureka.

***Antheraea polyphemus oculata* (Neumoegen)**

- Teia Polyphemus* var. *Oculata* Neumoegen, 1883: 71.
Teia polyphemus f. *oculata* Neumoegen; DRAUDT, 1930: 797 (nec pl. 129, b macho).
Teia polyphemus oculata Neumoegen; SCHÜSSLER, 1936: 42.
Teia polyphemus oculata Neumoegen; BOUVIER, 1936: 167.
Teia polyphemus oculata Neumoegen; C.C. HOFFMANN, 1942: 236, no. 1409a.
Antheraea polyphemus oculata (Neumoegen); FERGUSON, 1972: 204, pl. 15, fig. 1 hembra, 2 macho.
Antheraea polyphemus oculata (Neumoegen); LEMAIRE, 1975: 94.
Antheraea polyphemus oculata (Neumoegen); LEMAIRE, 1978: 211, pl. 46, fig 2. macho.

Telea aurelia Druce, 1982: 278.
Telea aurelia Druce; COCKERELL, 1914: 206 (sin.).
Telea aurelia Druce; DRAUDT, 1930: 797 (sin.).
Telea polyphemus aurelia Druce; SCHÜSSLER, 1936: 42.
Telea aurelia Druce; BOUVIER, 1936: 169 (sin.).

Tipos.-
polyphemus oculus Neumoegen. Lectotipo: (designado por Cockerell, 1914: pl. 66, fig. 2): 1 macho, Estados Unidos, Arizona, [Prescott, Milou Ranch, VI] (Col. Neumoegen < N.M.N.H.).
aurelia Druce. Lectotipo: 1 macho, México, cerca de la Ciudad de Durango (Becker) (Col. Godman-Salvin < B.M.N.H.).

Diagnosis.- Margen externo nunca muy ondulado; proximalmente el anillo negro pericelular de las alas posteriores está fuertemente hipertrofiado, al igual que el de las alas anteriores; sin borde blanco-rosa en el borde proximal del ocelo de las alas posteriores; dibujo ventral contrastante.

Distribución.- (Fig. 10, Fig. 13) E.U.A.. Nuevo México: Gallinas Canyon. Arizona: Milow Ranch, Prescott. MEXICO. Durango: Durango.

***Antheraea polyphemus mexicana* C.C. Hoffmann**

Telea polyphemus aurelia f. *mexicana* Schüssler, 1936: 42.
Telea polyphemus mexicana Schüssler; C.C. HOFFMANN, 1942: 236, no. 1409b.
Antheraea polyphemus mexicana (Schüssler); FERGUSON, 1972: 206.
Antheraea polyphemus mexicana (Schüssler); LEMAIRE, 1975: 94.
Antheraea polyphemus mexicana (C.C. Hoffmann); LEMAIRE, 1978: 212, pl. 47, fig. 1 macho.

Telea polyphemus polyphemus ab. *intermedia* Bouvier, 1936: 166.
Telea polyphemus ab. *intermedia* Bouvier; FERGUSON, 1972: 200 (sin. de *polyphemus polyphemus*).
Telea polyphemus ab. *intermedia* (Bouvier); LEMAIRE, 1975: 94 (sin.).

Tipos.-
polyphemus mexicana C.C. Hoffmann. Lectotipo (designado por Ferguson, 1972: 206): 1 macho, México, Jalapa (W. Schaus) (N.M.N.H.).

Diagnosis.-(Fig. 11) Margen externo ondulado, principalmente el de las alas posteriores; anillo negro pericelular de las alas posteriores fuertemente hipertrofiado proximalmente, el de las alas anteriores ocasionalmente invade la calda discal; media luna azul presente en el lado ventral de las alas anteriores; ángulos apicales de ambos pares de alas pronunciados.

Distribución.-(Fig. 13) MEXICO. Guerrero: Acahuzotla. Michoacán: Uruapan (1610 msnm). Morelos: Cuernavaca (1529 msnm). Nuevo León: Potrero Redondo (760 msnm), Cola de Caballo (760 msnm). Puebla: Huauchinango (1575 msnm); Xicotepec, Villa Juárez (1155 msnm).

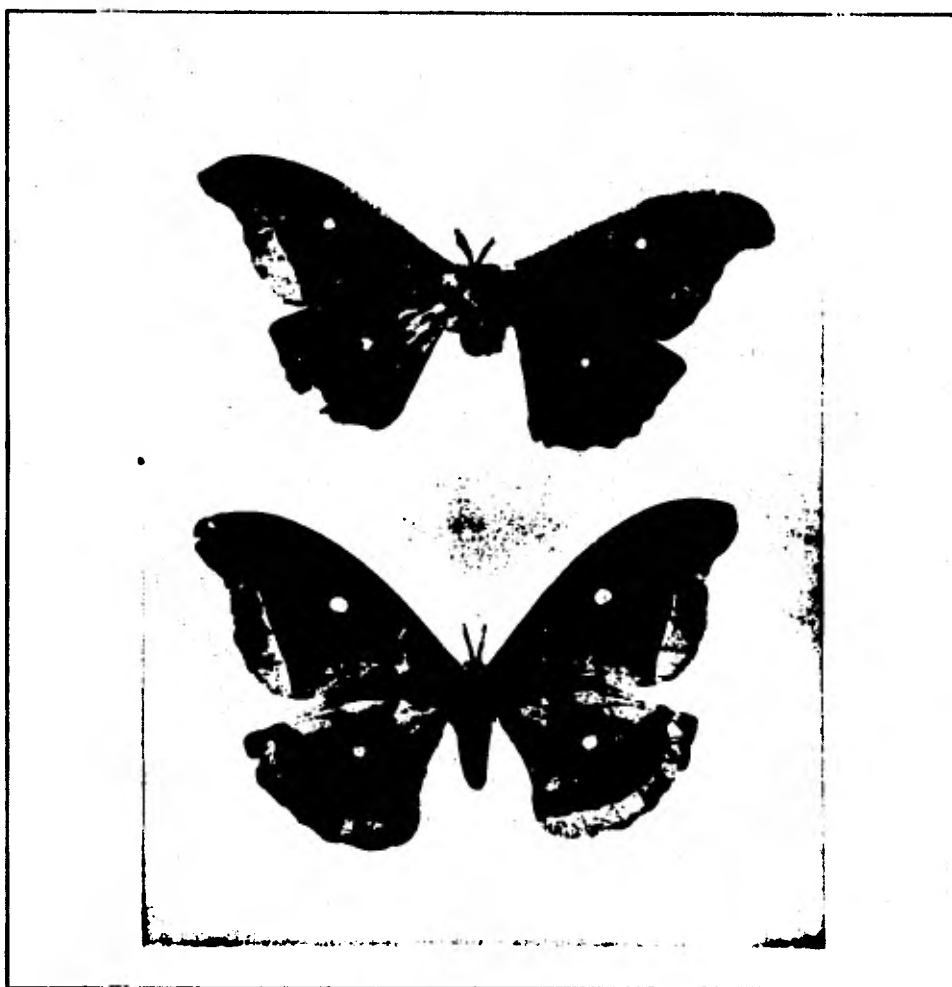


Fig. 11. *A. p. mexicana*. A. macho; B. hembra.

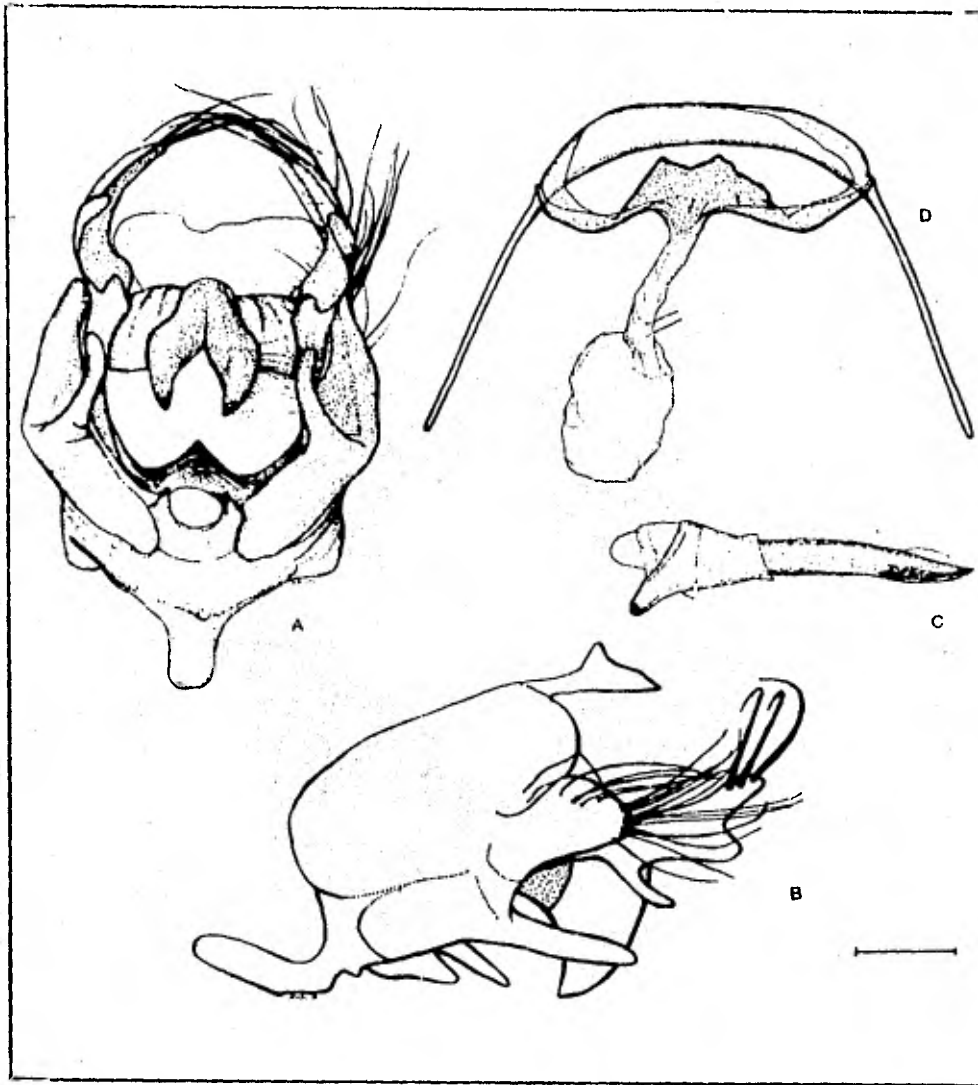


Fig. 12. Genitales de *A. p. mexicana*. A. Macho, vista ventral; B. id., vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).

Tamaulipas: Cumbres de Ciudad Victoria. Veracruz: Jalapa (1991 msnm), Orizaba.

Antheraea polyphemus sp

Diagnosis.-Margen externo ondulado, principalmente el de las alas posteriores; anillo negro pericelar de las alas posteriores fuertemente hipertrofiado proximalmente, el de las alas anteriores no invade la celda discal; media luna azul presente en el lado ventral de las alas anteriores; ángulos apicales de ambos pares de alas pronunciados; color de fondo amarillo ocre.

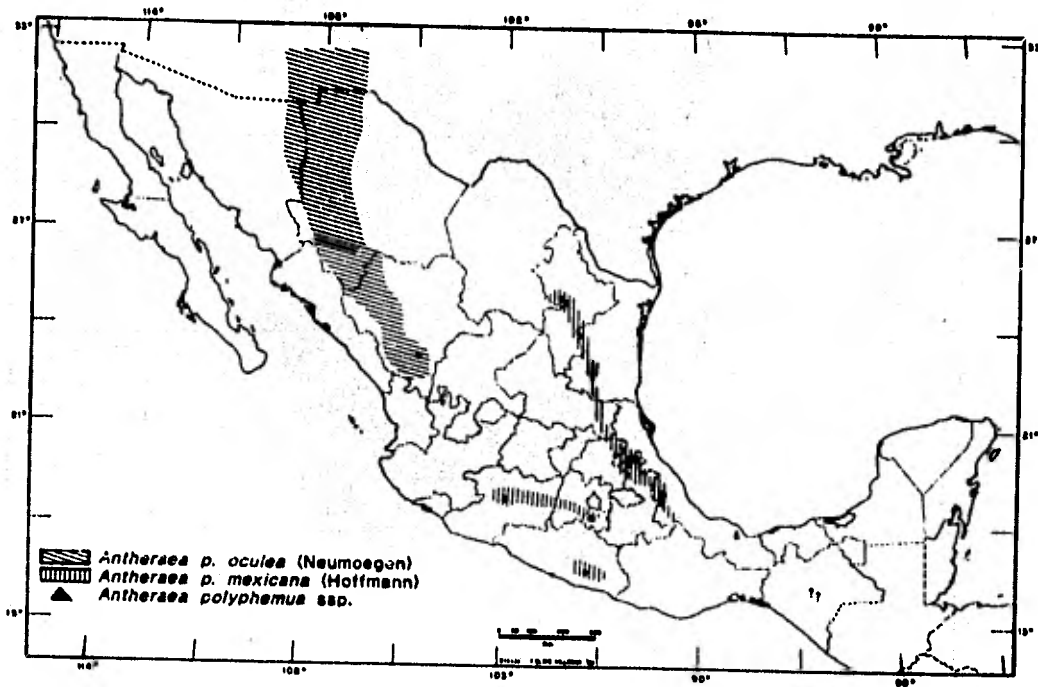


Fig. 13. Distribución conocida de *A. p. ocula*, *A. p. mexicana* y *A. polyphemus* sp.

Distribución.- (Fig. 13) MEXICO. Veracruz: Ocotal Chico, Sierra de Santa Marta, Los Tuxtlas (650 msnm).

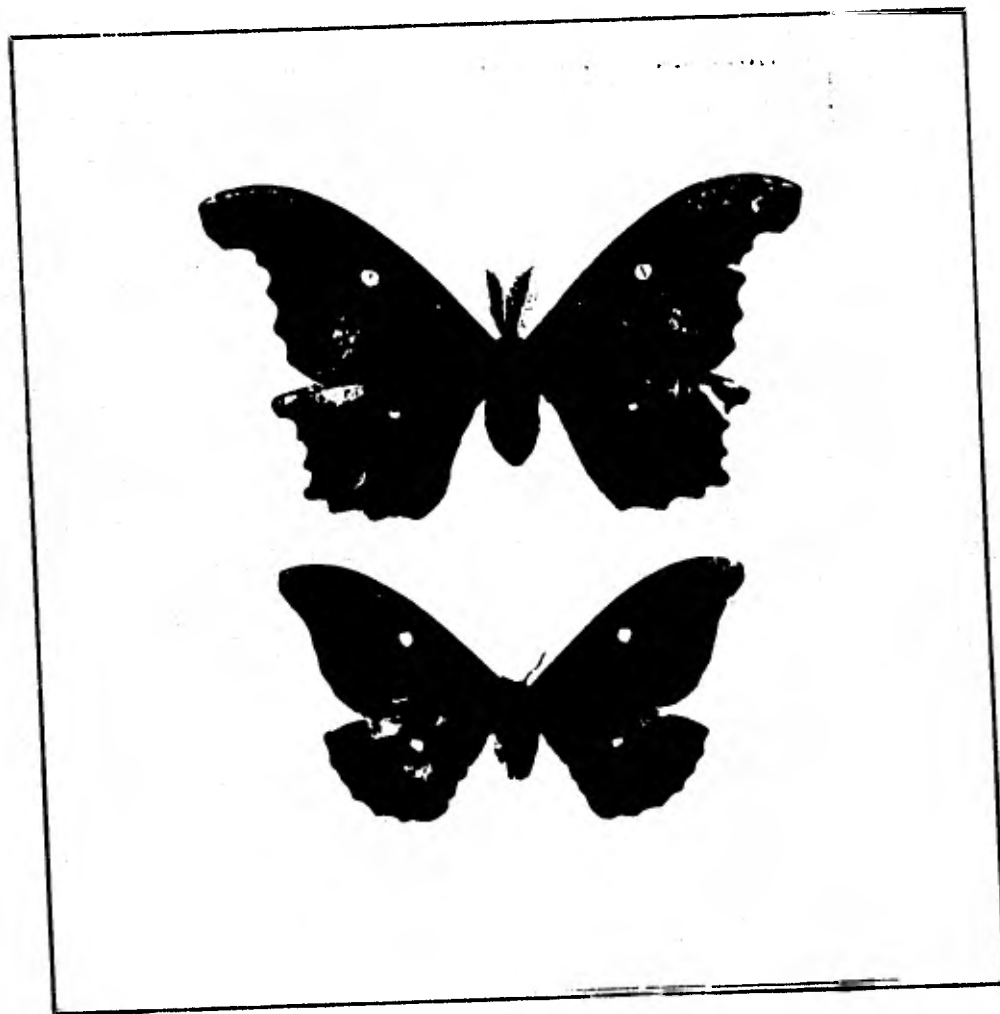


Fig. 14. A. montezuma. A. Macho; B. Hembra.

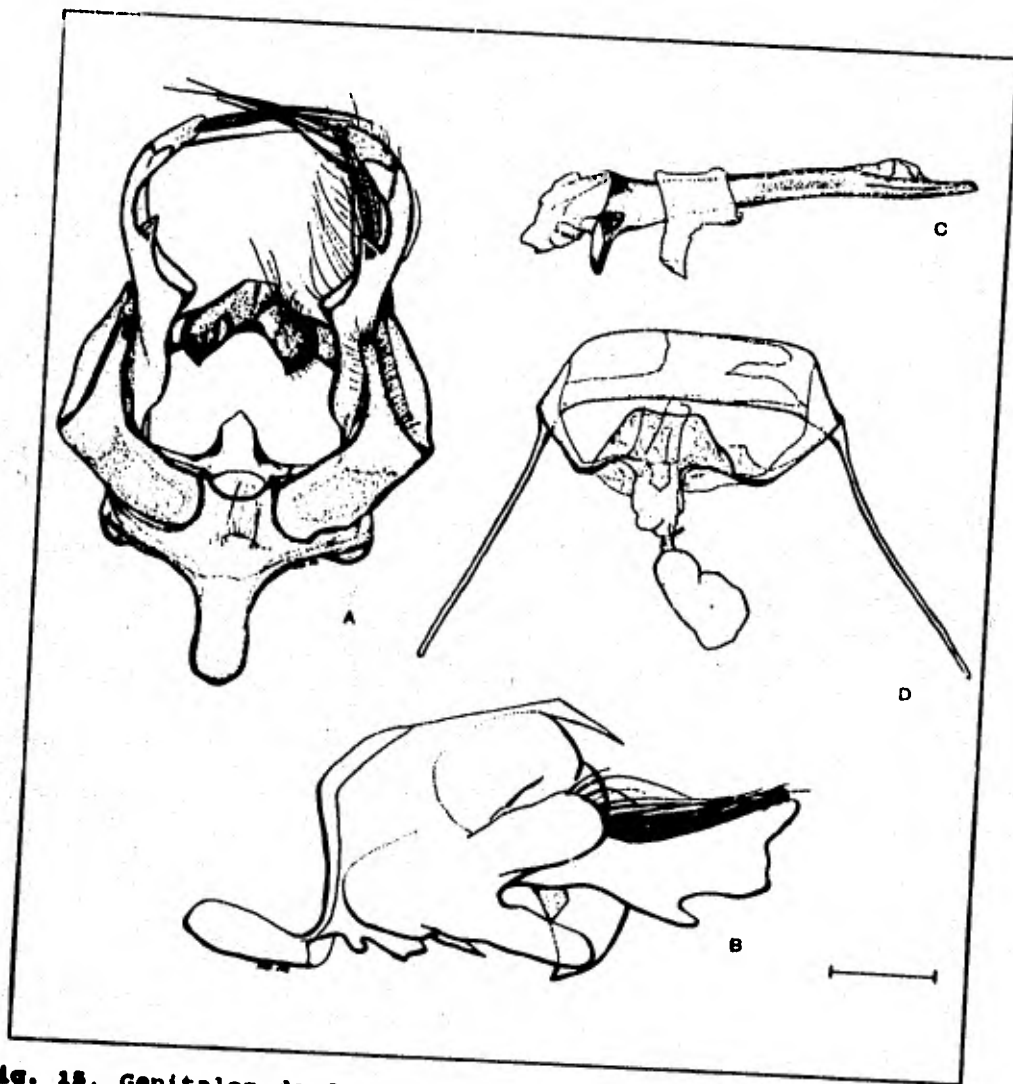


Fig. 18. Genitales de *A. montezuma*. A. Macho, vista ventral; B. id., vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).

M. A. Saldívar L.

Antheraea montezuma (Sallé)

- Saturnia montezuma* Sallé, 1856: XCII.
Netosamia montezuma Sallé; DRAUDT, 1930: 797.
Netosamia montezuma Sallé; SCHÜSSLER, 1936: 30.
Teles montezuma Sallé; BOUVIER, 1936: 167.
Netosamia montezuma (Sallé); C.C. HOFFMANN, 1942: 236, no. 1408.
Antheraea montezuma (Sallé); LEMAIRE, 1975: 94.
Antheraea montezuma (Sallé); LEMAIRE, 1978: 215, pl. 47, fig. 2, macho.

Tipos.-

Lectotipo: 1 macho, México, cercanías de Orizaba, Ver. (M.N.H.N.).

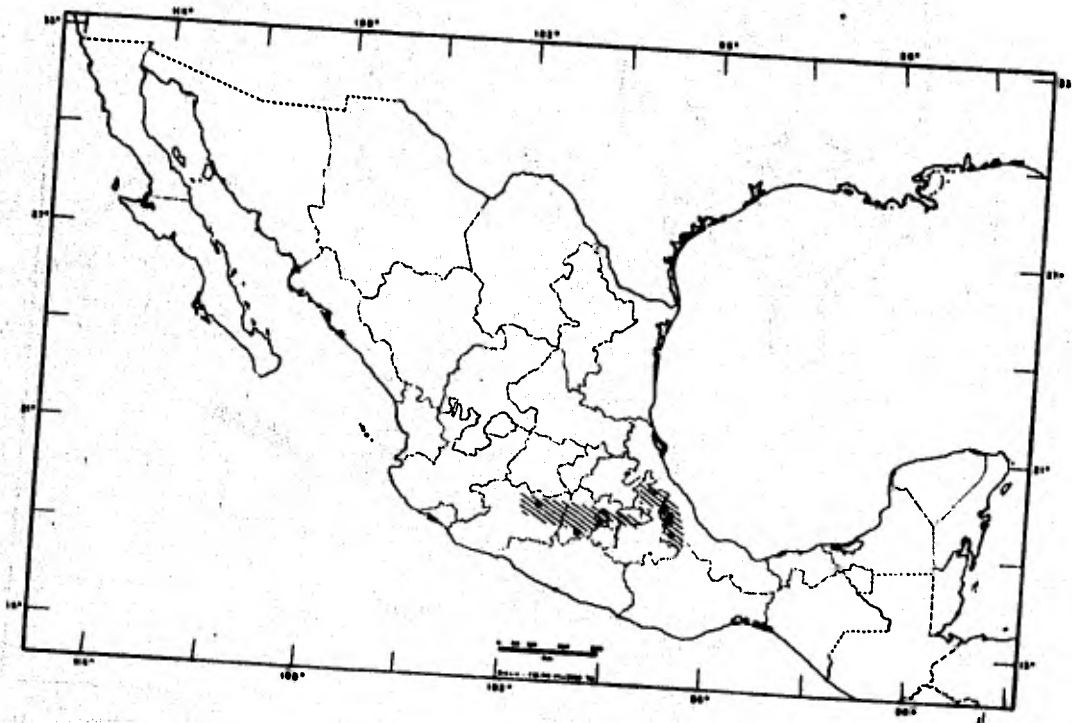


Fig. 16. Distribución conocida de *A. montezuma*.

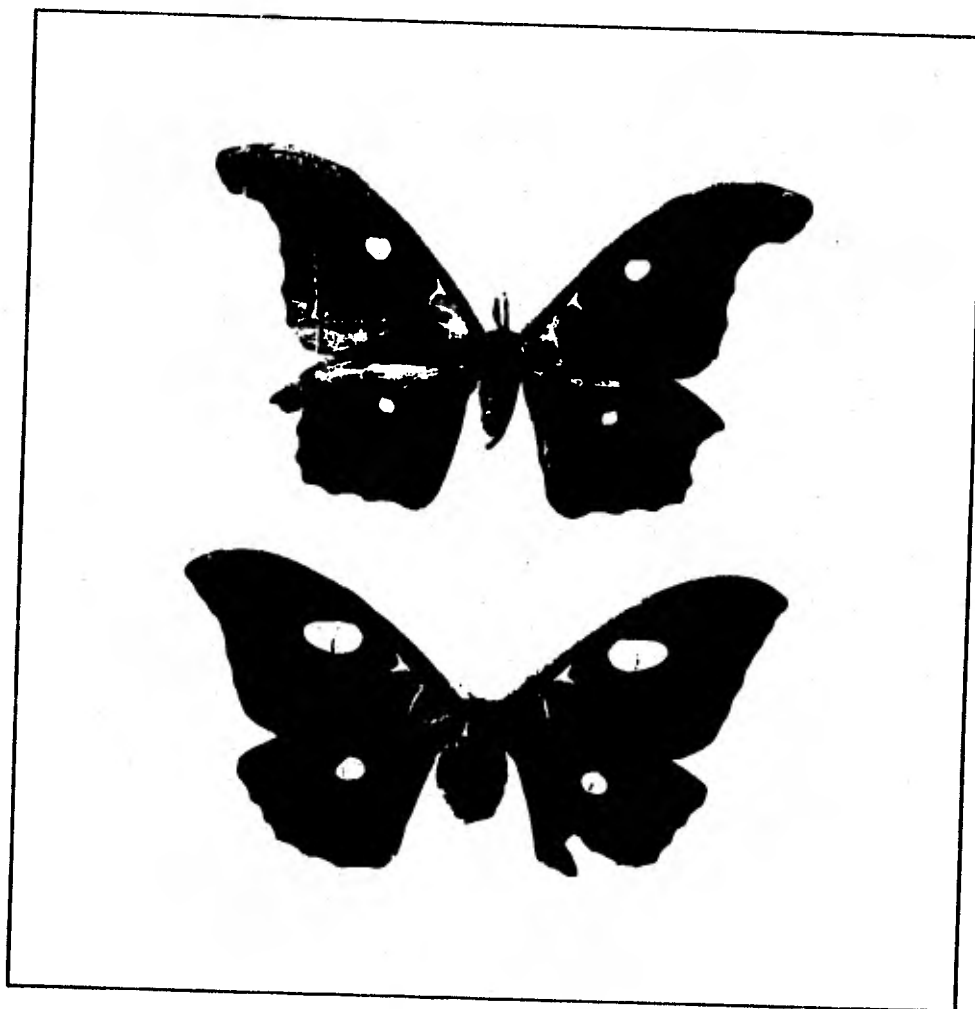


Fig. 17. *A. godmani*. A. Macho; B. Hembra.

Diagnosis.- Borde externo de las cuatro alas muy ondulado; alas anteriores muy falcadas en el macho; anillo negro pericelar de las alas posteriores grande, pero no hipertrofiado proximalmente.

Redescripción.-

Macho (Fig. 14).- **Cabeza:** ocre (brick red 132 A). **Tórax:** dorsalmente canela (tawny 38), ventralmente pardo (ground cinnamon 239) al igual que las patas; collar protorácico con pelos negros y blancos. **Alas anteriores:** triangulares, falcadas; color de fondo canela (cinnamon 39); área costal salpicada con escamas negras y blancas; segmento anterior de la raya anteromediana una tenue línea blanca; segmento posterior ausente; raya postmediana se interrumpe entre R₁ y C₁, no bordeada con ningún color; dos manchas subapicales. Ventralmente color arcilla (clay color 26); rayas ausentes. **Alas posteriores:** triangulares, borde externo convexo, muy ondulado; del mismo color que las anteriores; raya anteromediana ausente; raya postmediana muy ancha con bordes

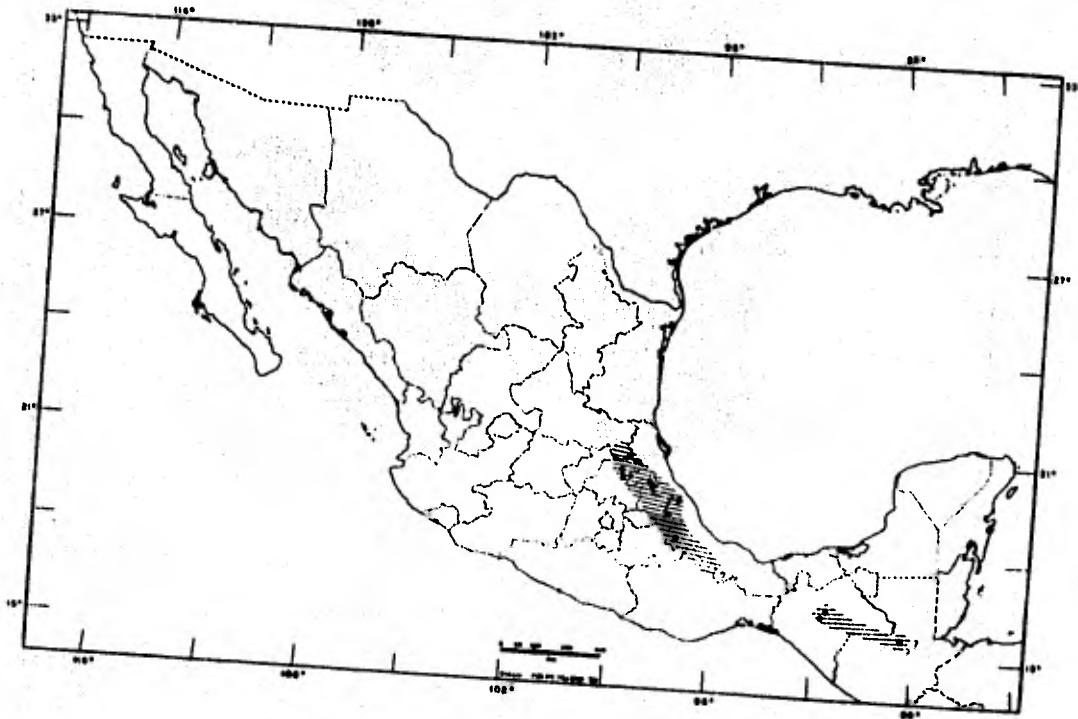


Fig. 18. Distribución conocida de *A. godmani*.

difusos; anillo negro pericelular mas ancho que el amarillo; media luna azul angosta, pero clara. Ventralmente del mismo color que las anteriores; región media mas oscura; raya anteromediana ausente; raya postmediana lunular difusa; región basal rosa pálido. **Abdomen:** con la misma coloración del tórax. **Genitales** (Fig. 15): uncus bifido, los procesos redondeados apicalmente; proceso del sáculo angosto en vista ventral; primer proceso de los brazos de la transtilla desplazado posteriormente; saco alargado. vesica en posición dorsal, ápice del edeago bifido en vista dorsal.

Hembra (Fig. 14).- Semejante al macho; alas anteriores no falcadas; margen externo apenas ondulado. **Genitales:** placa genital de forma muy variable, anapófisis muy largas; bursa copulatrix muy pequeña.

Distribución.- MEXICO. (Fig. 16). D.F.: Ajusco (2839 msnm). Hidalgo. México: San Rafael (2530 msnm), Zacualpan (2480 msnm). Michoacán: Morelia (1940 msnm). Puebla. Veracruz: Las Minas (1365 msnm), Jalapa (1991 msnm).

Antheraea godmani (Druce)

Netosamia Godmani Druce, 1892: 277.

Netosamia godmani godmani Druce; DRAUDT, 1930: 797, pl. 129, a hembra.

Netosamia Godmani Godmani Druce; SCHÜSSLER, 1936: 30.

Telea godmani godmani Druce; BOUVIER, 1936: 166.

Netosamia godmani Druce; C.C. HOFFMANN, 1942: 235, no. 1407.

Antheraea godmani godmani (Druce); LEMAIRE, 1975: 94.

Antheraea godmani (Druce); LEMAIRE, 1978: 213, pl. 48, fig. 1 macho, 2 hembra.

Netosamia godmani colombiana Draudt, 1930: 797, pl. 129, a hembra.

Netosamia godmani colombiana Draudt; SCHÜSSLER, 1936: 30.

Telea godmani colombiana Draudt; BOUVIER, 1936: 166.

Antheraea godmani colombiana Draudt; Lemaire, 1975: 94.

Antheraea godmani colombiana Draudt; LEMAIRE, 1978: (sin. de *A. godmani*).

Tipos.-

godmani Druce. Lectotipo: 1 macho, México, Oaxaca (F.D. Godman) (Col. Godman-Salvin < B.M.N.H.)

godmani colombiana Draudt. Lectotipo: 1 macho, Colombia Occidental (sic) (Col. Hopp, Charlottenbourg)

Diagnosia.- *Antheraea* con una sola mancha subapical; raya postmediana continua hasta el ápice; anillo negro pericelular de las alas posteriores mas angosto que el amarillo.

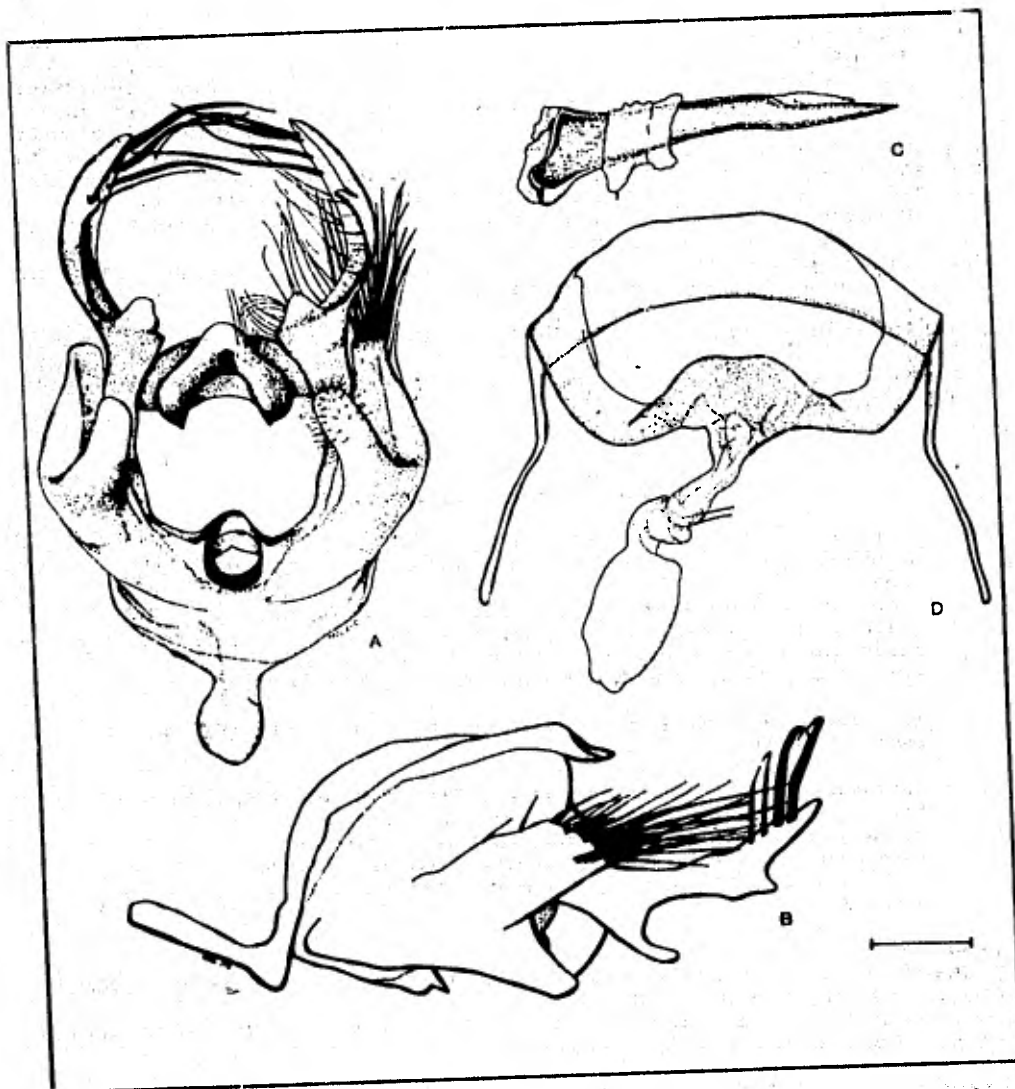


Fig. 19. Genitales de *A. godmani*. A. Macho, vista ventral; B. id., vista lateral; C. Edeago; D. Hembra, vista ventral (segmentos 9 y 10 omitidos).

Redescripción.-

Macho (Fig. 17).- Cabeza: ocre. Tórax: rojo ladrillo (brick red 132 A) dorsalmente y pardo (ground cinnamon 239), patas del mismo color. **Alas anteriores:** casi triangulares, muy falcadas, borde externo muy ondulado; dorsalmente color de fondo canela (tawny 38); área costal salpicada de escamas negras y blancas; segmento anterior de la raya anteromediana representada por un triángulo blanco bordeado distalmente de color ocre oscuro, segmento posterior ausente; raya mediana angosta y difusa; raya postmediana delgada, bordeada distalmente por escamas blancas y rosas; anillos amarillo y negro pericelares muy reducidos, media luna azul ausente; una sola mancha subapical muy pequeña. Ventralmente con amplias bandas de escamas rosas; las rayas anteromediana y postmediana ausentes. **Alas posteriores:** triangulares, ángulo apical prominente, margen externo muy ondulado, del mismo color que en las alas anteriores; raya anteromediana ausente; raya postmediana delgada, casi recta, bordeada distalmente por escamas rosas y blancas; anillo negro pericelular muy angosto, mas que el anillo amarillo; media luna azul apenas marcada. Ventralmente se continúan las bandas rosas de las alas anteriores, rayas anteromediana y postmediana ausentes; región basal rosa pálido. **Abdomen:** con la misma coloración del tórax. **Genitales (Fig. 19):** uncus bifido, los procesos redondeados apicalmente; proceso del sáculo ancho en vista ventral; junta estrechamente unida a la transtila casi hasta su ápice en vista lateral; saco muy largo. **Vesica** en posición dorsal, ápice agudo.

Hembra (Fig. 17): semejante al macho; alas anteriores no falcadas, ni onduladas; punto hialino de las alas anteriores hipertrofiado. **Genitales:** placa genital muy esclerosada, variable en forma; ducto de la bolsa copuladora estrecho; anapófisis largas.

Distribución.- (Fig. 18) MEXICO. Chiapas: San Cristóbal de las Casas (2276 msnm); Oxchuc. Hidalgo: Otongo; Laguna Atezca, Molongo (1310 msnm). Puebla: Villa Juárez (1155 msnm); Cuetzalan (980 msnm); San Juan Apulco (1496 msnm). Veracruz: Misantla (410 msnm); Orizaba (1248 msnm); Las Minas (1330 msnm).

3.2 CLADOGRAMAS

Se obtuvieron tres árboles igualmente parsimoniosos de la matriz de datos de los géneros americanos de Saturniini (Tabla 1), empleada para definir al grupo externo de *Antheraea* (Fig. 20). Todos con 14 pasos, un índice de consistencia de 0.85 y un índice de retención de 0.71. Si se ignoran los caracteres no informativos, la longitud es de ocho pasos y el índice de consistencia 0.75. Dos grupos monofiléticos aparecen en todos los árboles: (1) *Agapema-Saturnia* (conos antenales múltiples; pulviles reducidos o ausentes); (2) *Antheraea-Actias* (rudimentos mandibulares protuberantes; palpos labiales con marcas de subdivisión). Debido a lo anterior, los cladogramas sólo difieren

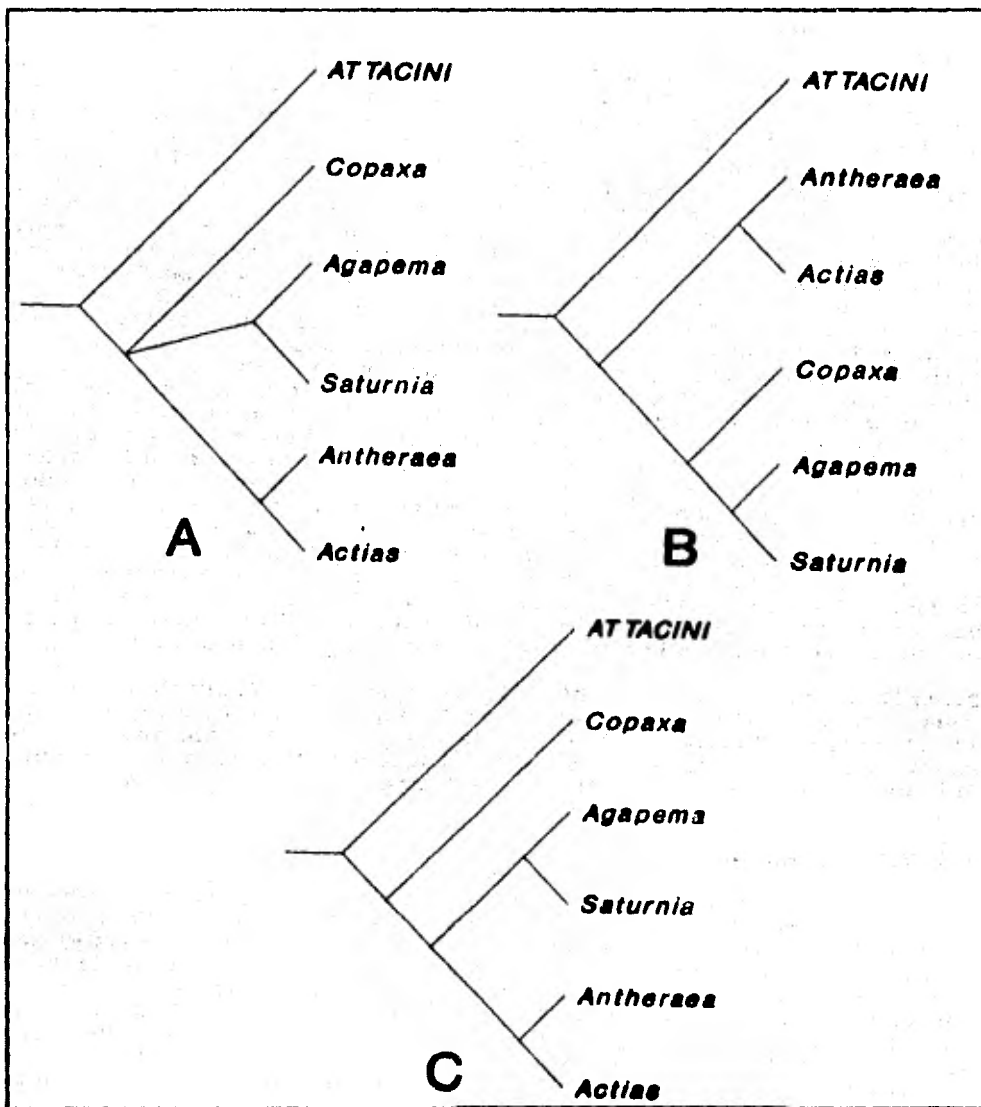


Fig. 20. Cladogramas más parsimoniosos encontrados del análisis de la matriz de datos para los géneros americanos de Saturniini.

Tabla 5. Índices de consistencia (ci) y retención (ri) de las mejores distribuciones de caracteres de los tres árboles más parsimoniosos para los *Saturniini* americanos.

Carácter	Rango de pasos	Número de pasos	ic	ir	Peso (rc x 10)	Peso final
1	1	1	1	1	10	10
2	1	1	1	1	10	10
3	1	2	0.5	0.5	2	2
4	1	1	1	1	10	10
5	1	1	1	1	10	10
6	1	1	1	1	10	10
7	1	1	1	1	10	10
8	1	1	1	1	10	10
9	1	1	1	1	10	10
10	1	1	1	1	10	10
11	1	1	1	1	10	10
12	1	2	0.5	0	0	0

en la posición del género *Copaxa*.

De los 12 caracteres utilizados, seis son no informativos para definir las relaciones filogenéticas de los géneros considerados (1, 2, 4, 7, 10, 11). De los caracteres informativos, cuatro permanecen como fueron codificados originalmente (5, 6, 8, 9), por lo que las diferencias en los tres árboles está determinada por la evolución de los otros dos caracteres (3, 12). En todos los cladogramas el número de pasos para los caracteres 3 y 12 son dos y para el resto uno. Por otra parte, cinco caracteres representan autapomorfias (2, 4, 6, 10, 11).

Después de aplicar el procedimiento de ponderación sucesiva, se obtuvieron dos árboles [con las mismas topologías de los árboles A y C (Fig. 20)] de longitud 104, un índice de retención de 0.95 y el índice de consistencia aumentó a 0.98 (el alto valor de la longitud se debe a que los cladogramas son recalculados asignándole a los caracteres pesos con un rango entre 0 y 10). Si nuevamente se ignoran los caracteres no informativos, la longitud es 44 y el índice de consistencia 0.95. Los valores del rango y número de pasos, índices de consistencia (ci), índices de retención (ri), y pesos para cada carácter se enlistan en la Tabla 5. Después de la ponderación sucesiva, el máximo peso de 10 fue asignado a los caracteres 1, 2, 4-11; un peso de 2 al carácter 3 y de 0 al carácter 12.

No existe modo alguno para escoger entre las dos topologías obtenidas durante la ponderación sucesiva; sin embargo, para los fines de este trabajo considero que *Actias* representa un

Tabla 6. Lista de rangos geográficos y taxa de *Antheraea* americanas.

Taxa	Siglas	Distribución geográfica
<i>A. godmani</i>	GOD	S.M.O., S.Ch.
<i>A. montezuma</i>	MON	E.M.V.
<i>A. p. polyphemus</i>	POL	E.U., Can.
<i>A. p. oculus</i>	OCU	M.R. (Colorado-Utah)
<i>A. p. olivacea</i>	OLI	M.R., S.M.Oc. (Arizona-Durango)
<i>A. p. mexicana</i>	MEX	S.M.O., E.M.V., S.M.S, S.Ch.
<i>A. polyphemus ssp.</i>	SSP	S.Tux.

Can = Canadá meridional	M.R. = Montañas Rocosas
E.M.V. = Eje Neovolcánico	S.Ch. = Sierra de Chiapas
E.U. = Estados Unidos	S.M.O. = Sierra Madre Oriental
(con excepción del sur de las Montañas Rocosas)	S.M.Oc. = Sierra Madre Occidental
	S.Tux. = Sierra de los Tuxtlas

grupo externo seguro para enraizar los cladogramas de las especies de *Antheraea*.

El análisis de la matriz de datos de *Antheraea* (Tabla 2), mediante el algoritmo de enumeración absoluta ("implicit enumeration") de Hennig86 dio como resultado cuatro árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 30 pasos, un índice de consistencia 0.80 y un índice de retención de 0.71 (Fig. 21).

Al eliminar los caracteres no informativos los valores fueron 24 pasos de longitud y un índice de consistencia de 0.75. En todos los cladogramas se pueden distinguir tres grupos monofiléticos: (1) POL-OCU-OLI-MEX-SSP (raya antemediana de las alas posteriores presentes en la cara ventral; proyecciones del uncus de forma ahusada); (2) MEX-SSP (margen externo de las alas de los machos regularmente ondulado; ángulo apical de las alas anteriores prominente); (3) GOD-MON (margen externo de las alas de los machos muy ondulado; ángulo apical de las alas posteriores muy prominente; ángulo apical de las alas anteriores muy prominente). Los cuatro árboles obtenidos difieren únicamente en la posición de las subespecies de *A. polyphemus* [POL, OCU, OLI, (MEX-SSP)].

Seis de los 19 caracteres empleados en el análisis fueron no informativos (13, 15-19). De los otros 13 caracteres ocho permanecieron como fueron codificados originalmente (1, 3-6, 11), de ahí que las diferencias de las topologías dependen de la evolución de los caracteres 2, 9, 10, 12, 14. Cabe aquí recordar,

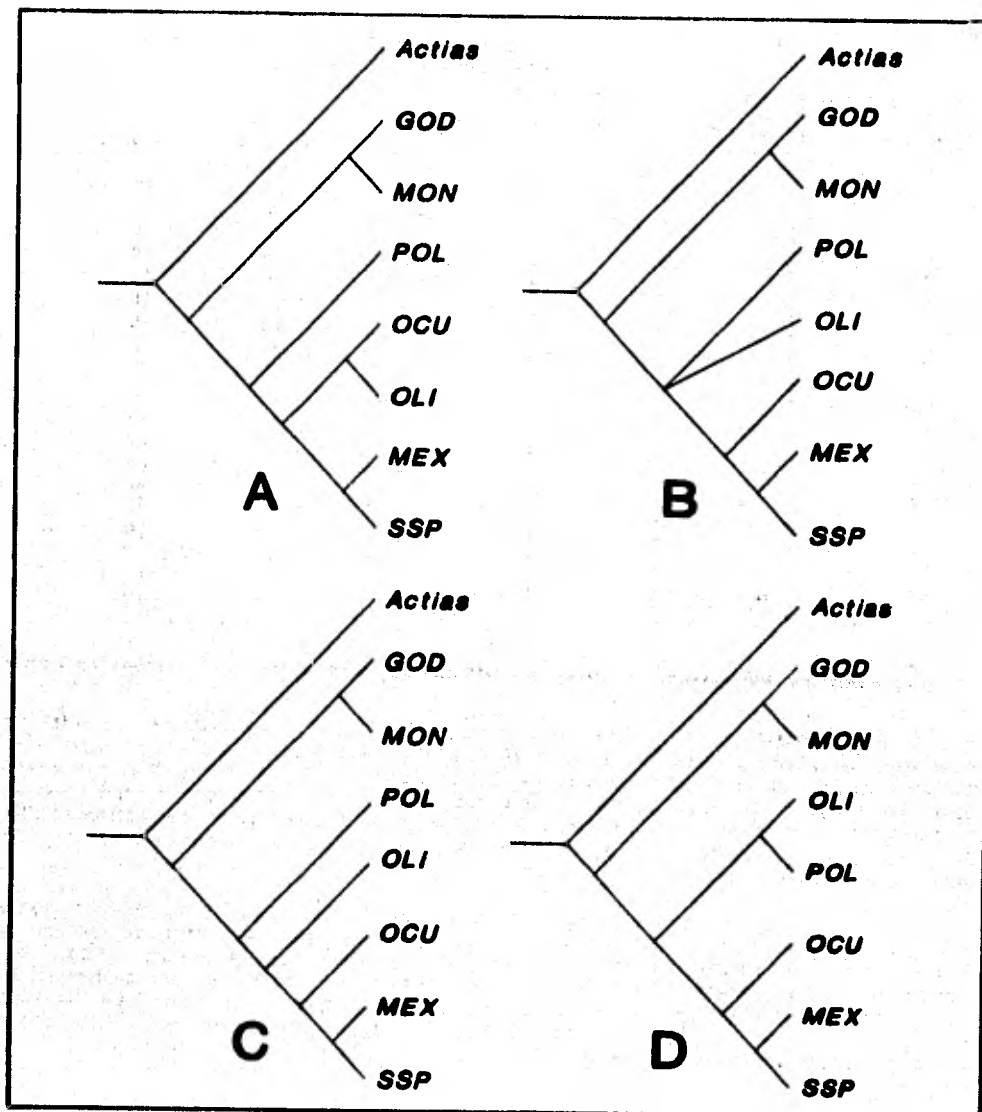


Fig. 21. Cladogramas más parsimoniosos obtenidos de la matriz de datos para las especies americanas de *Antheraea*.

Tabla 7. Índices de consistencia (ci) y retención (ri) de las mejores distribuciones de caracteres de los cuatro árboles más parsimoniosos para las *Antheraea* americanas.

Carácter	Rango de pasos	Número de de pasos	ic	ir	Peso (rc x 10)	Peso final
1	1	1	1	1	10	10
2	1	2	0.5	0.66	3	3
3	1	1	1	1	10	10
4	2	2	1	1	10	10
5	2	2	1	1	10	10
6	2	2	1	1	10	10
7	2	2	1	1	10	10
8	2	3	0.66	0	0	0
9	1	2	0.5	0	0	0
10	1	2	0.5	0.66	3	1
11	1	1	1	1	10	10
12	1	1	1	1	10	10
13	1	1	1	1	10	10
14	1	2	0.5	0	0	0
15	1	1	1	1	10	10
16	1	1	1	1	10	10
17	1	1	1	1	10	10
18	1	1	1	1	10	10
19	1	1	1	1	10	10

que los caracteres 4-8 fueron codificados como no aditivos, por lo que se considera que se puede pasar del estado plesiomórfico (0) a cualquiera de los dos estados derivados (1,2) y de cualquiera de uno de éstos al otro. Un total de cinco caracteres constituyen autapomorfías (13, 15, 17-19). Finalmente el carácter 16 (transtila con dos prolongaciones posteriores ramificadas) define al grupo como monofilético.

Al aplicar el procedimiento de ponderación sucesiva para discriminar entre los cuatro árboles obtenidos, se obtuvo un solo árbol con la misma topología que el cladograma A (Fig. 21), de longitud 195 pasos, índice de consistencia 0.95 y de retención 0.93. Al eliminar los caracteres no informativos los valores fueron 135 pasos y un índice de consistencia de 0.93. Los valores para llegar a los pesos finales de los caracteres se ilustran en la Tabla 7.

3.3 BIOGEOGRAFIA

Los resultados de los análisis biogeográficos se señalan a continuación. Es necesario resaltar que corresponden a dos "escuelas" con bases metodológicas y teóricas en pugna y de ninguna manera complementarias.

3.3.1 Patrones de dispersión

De acuerdo con los cinco patrones de dispersión propuestos por Halffter (1964, 1976, 1978), *Antheraea* queda ubicado dentro del Patrón Paleamericano ya que el género está taxonómica y ecológicamente mejor representado en el Viejo Mundo que en América (aproximadamente unas 35 especies contra tres), lo que supone su origen en ese hemisferio. Por otra parte, su penetración debió ser muy temprana, cuando el puente de Behring se encontraba bajo condiciones templado a templado-cálidas, o sea entre el Cretácico y el Eoceno.

3.3.2 Análisis de Parsimonia de Brooks (BPA)

De los cuatro cladogramas igualmente parsimoniosos obtenidos para la matriz de datos de *Antheraea*, consideré la topología del árbol A (Fig. 21), único árbol retenido durante el proceso de ponderación sucesiva, como base para realizar el análisis de parsimonia de áreas.

Este cladograma se trató como una serie de transformación multiestado completamente polarizada y cada taxon y rama interna del árbol fueron numerados (Fig. 22). Con base en su presencia en

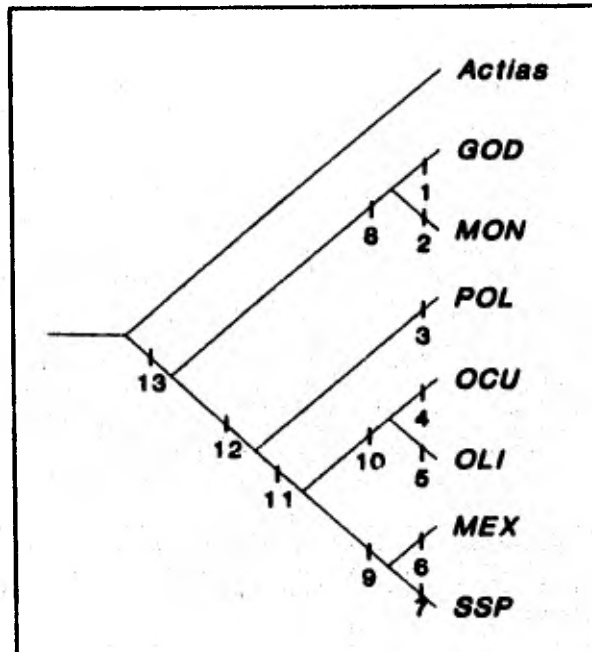


Fig. 22. Árbol filogenético de los taxones americanos de *Antheraea* con las ramas internas numeradas para el BPA.

las diferentes ramas se le asignó un código a cada taxa con los números de éstas, que indican su identidad y ancestría común (Tabla 8). Estos códigos a su vez fueron transformados en una matriz de datos en la que la presencia de un número en el código de especie es representada por un "1" y la ausencia como "0" (Tabla 9).

Una vez obtenida la nueva matriz, se procedió a substituir a los taxa por sus distribuciones geográficas (Tabla 6). Posteriormente, y debido a que en tres áreas se encontraba más de una especie (S.M.O, E.N.V. y S.Ch.), se utilizó el procedimiento "inclusive ORing", obteniéndose de esta manera la matriz final (Tabla 10) para generar el cladograma de áreas.

El análisis de la matriz para áreas mediante el algoritmo de enumeración absoluta ("implicit enumeration") de Hennig86 dio como resultado un solo árbol de longitud mínima, con 13 pasos, un índice de consistencia 1.00 y un índice de retención de 1.00 (Fig. 23).

Desafortunadamente, no existe a la fecha ningún trabajo en el que se haya abordado la construcción de un cladograma de áreas basado en datos geológicos para Meso y Norteamérica, por lo que realmente no existe un cladograma con el cual comparar el cladograma de áreas obtenido en el presente trabajo. Por otra parte, al único trabajo en el que se ha abordado el estudio zoogeográfico de los insectos de Norteamérica y México con base en análisis vicariancistas (Noonan, 1988), más que mostrar un mapa general de áreas, señala las zonas de

Tabla 8. Matriz datos con los códigos para los taxa de *Antheraea* a partir del cladograma con las ramas internas numeradas.

GOD (1,8,13)	OCU (4,10,11,12,13)
MON (2,8,13)	OLI (5,10,11,12,13)
POL (3,12,13)	MEX (6,9,11,12,13)
SSP (7,9,11,12,13)	

Tabla 9. Matriz de datos con los códigos binarios para los taxa americanos de *Antheraea*.

Taxon	Carácter												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
GOD	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
MON	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
POL	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
OCU	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1
OLI	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
MEX	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1
SSP	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1

Tabla 10. Matriz de datos de códigos binarios para las áreas que ocupan los taxa americanos de *Antheraea* usada en el análisis de parsimonia de áreas, después de aplicar el procedimiento de "inclusive ORing".

Area	Carácter												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
S.N.O.	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1
S.N.V.	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
E.U.-Can.	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
MR (As-Dur)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1
MR (Co-Ut)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
S.Tux.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1
S.Ch.	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1
S.M.S.	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1

disyunción encontradas a partir de cladogramas reducidos de área. Estas zonas de disyunción coinciden, curiosamente, con las áreas que ocupan los taxa de *Antheraea* en México y Norteamérica.

Por otra parte, los trabajos geológicos revisados (de Cserna, 1960; Guzmán y de Cserna, 1963; López, 1983) coinciden en asignar una más reciente conformación a la Sierra de los Tuxtlas y al Eje Neovolcánico en comparación con el resto de las cadenas montañosas de México. Por lo anterior, el cladograma de áreas obtenido no es compatible con la información geológica disponible, ya que en éste, las áreas más apomórficas son la Sierra Madre Oriental y la Sierra de Chiapas.

Finalmente, debido a la falta de homoplasias en el cladograma de áreas (ya que el ic fue de 1.00), no se puede continuar con ninguno de los tratamientos señalados en la metodología sin proceder arbitrariamente.

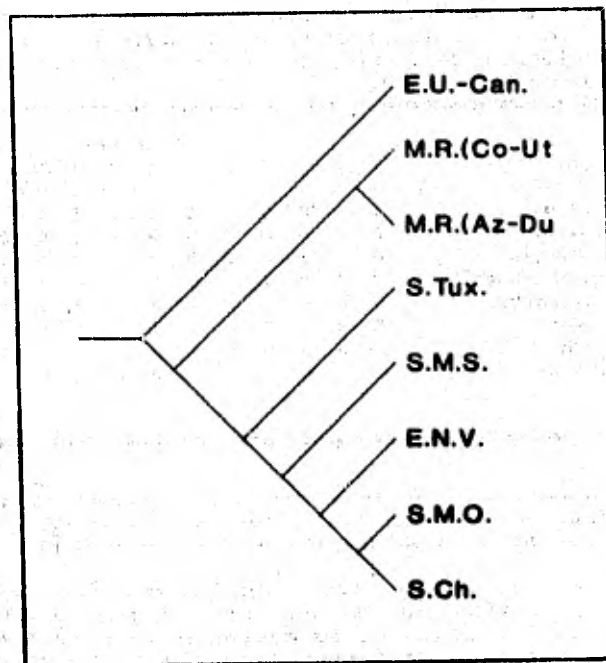


Fig. 23. Cladograma de áreas basado en las relaciones filogenéticas entre los taxa americanos de *Antheraea*.

4. DISCUSION

4.1 CATALOGO SISTEMATICO

A partir de la información presentada en el catálogo sistemático, pueden desprenderse varias observaciones interesantes sobre los taxa americanos de *Antheraea*.

4.1.1 Densidad poblacional

Sorpresivamente para un grupo tan llamativo como *Antheraea*, los ejemplares de algunos taxa son muy raros en las colecciones. Por ejemplo de *A. p. olivacea*, sólo se han recolectado 15 ejemplares (depositados en el Museo Nacional de E.U. [USNM]) de una zona relativamente bien recolectada en Colorado y Utah (Ferguson, 1972); de *A. p. mexicana*, pese a su muy amplia distribución, Ferguson (op. cit.) reporta la existencia de sólo nueve ejemplares en el USNM y yo sólo pude revisar 15. De una nueva eubespecie, aun no nominada de los Tuxtlas, Veracruz, sólo conozco cinco ejemplares. Finalmente, Ferguson (1972) y Lemaire (1978) consideraron a *A. montezuma* como una especie relativamente rara, y el último autor no pudo describir a la hembra por falta de material.

Para el caso de México, el bajo número de ejemplares seguramente está acentuado por la falta de recolectas en zonas templadas y templado-cálidas, así como por deficiencias en las mismas. Pero las bajas densidades de los taxa mencionados quizá estén relacionadas principalmente con un fenómeno de rareza relativa, reportada para muchos de los grandes satúrnidos. Ferguson (1972) consideró que estos satúrnidos están adaptados para mantener lo que en la mayoría de los grupos de insectos sería considerada como una población extremadamente baja. Especies como *Hyalophora cecropia* son consideradas muy comunes cuando se encuentran uno o dos capullos en cada árbol, lo que sería muy bajo para una población de tortricidos o geométridos, por ejemplo. Estas grandes diferencias en la densidad poblacional posiblemente están de alguna manera relacionadas con el tamaño de las mariposas, y por supuesto con la cantidad de comida que consumen. Generalmente se ha considerado que los grupos que siguen esta estrategia, son evasores exitosos de los parásitos, enfermedades y depredadores mediante una dispersión amplia, que permite un retraso de sus efectos haciendo uso de la distancia como un obstáculo (Ferguson, 1972).

4.1.2 Nuevos registros.

Se registra por primera vez a *A. p. mexicana* para los estados de Michoacán, Guerrero, Morelos, Nuevo León y Tamaulipas.

4.1.3 Distribución altitudinal y vegetacional.

Desafortunadamente se desconoce la ecología de la mayoría de los taxa americanos de *Antheraea*, por lo que se carece de información importante que ayudaría a explicar su distribución altitudinal, vegetacional y de microhabitat.

Los datos sobre las plantas de alimentación revisten gran importancia, ya que los lepidópteros son fitófagos especializados. En el caso de *A. p. polyphemus*, es una subespecie polífaga, que se ha reportado alimentándose de más de 50 árboles y arbustos deciduos, siendo los más comunes *Betula*, *Salix*, *Alnus*, *Prunus*, *Crataegus*, *Quercus*, *Populus*, *Tilia*, *Ostrya*, *Fagus*, *Corylus*, *Carya*, *Juglans*, *Ulmus*, *Pyrus*, *Cornus*, *Amelanchier* y *Carpinus* (Ferguson, 1972); a lo que se debe al menos en parte la amplísima distribución que tiene en Norteamérica. Para los demás taxa solo existe un registro sobre la alimentación en cautiverio de la progenie de una cruce entre un macho de *A. p. oculea* y una hembra de *A. p. polyphemus* con encino ("oak") (Collins y Weast, 1961, *apud* Ferguson, 1972). Numerosas especies de *Antheraea* asiáticas han sido reportadas alimentándose de encinos. Por lo anterior no es sorprendente que en México, los taxa de *Antheraea*, estén relacionados con bosques de pino-encino y con el bosque mesófilo de montaña a altitudes medias. La mayoría de las localidades de *A. p. mexicana* y la nueva subespecie de los Tuxtles corresponden al bosque de pino-encino; en tanto que las de *A. montezuma* y *A. godmani* al bosque mesófilo.

En cuanto a la distribución altitudinal en México, parece haber una separación entre los taxa más estrechamente relacionados, cuyo significado desconozco. *A. p. mexicana*, se distribuye en altitudes que van de los 700 a los 2000 m s.n.m. y *A. polyphemus ssp.* sólo se conoce de una localidad a 650 m s.n.m. Por otra parte, *A. godmani* se encuentra en altitudes que van de los 900 a 2300 m y *A. montezuma* de los 1900 a 2800 m s.n.m.

4.1.4 *A. polyphemus ssp.*

Durante la revisión del material para realizar el presente trabajo, encontré ejemplares pertenecientes a una población no descrita de la Sierra de los Tuxtles.

Esta nueva subespecie está muy cercana a *A. p. mexicana* y separada de las otras subespecies, por su similitud en el perfil alar (margen externo de las alas de los machos ondulado, ángulos apicales de las alas anteriores y posteriores prominentes), y el tamaño, además de la cercanía geográfica. Difiere de *A. p. mexicana* en que el anillo negro periocelar de las alas anteriores en su lado dorsal no invade la celda discal, y principalmente por el peculiar color amarillo ocre; lo que por otra parte la asemeja a *A. p. olivacea*.

Otros caracteres podrían probar tener importancia diagnóstica y sistemática cuando se cuente con un mayor número de ejemplares, ya que hasta el momento sólo conozco cinco, todos machos.

Esta nueva subespecie es de especial importancia biogeográfica, debido a que es endémica de un bosque aislado de pino-encino de Sierra de Santa Marta, en los Tuxtlas, Veracruz. Sousa (1968) y Sarukhán (1968), han sugerido que la presencia de encinos en estas zonas de clima caliente de México constituyen una condición relictual de épocas anteriores, en las cuales el clima era más fresco que el actual y la correlacionan con el avance de los glaciares en el Pleistoceno.

Cabe aquí indicar que la población de la Sierra Madre del Sur, quizá constituya otra subespecie. Desafortunadamente, no cuento con suficiente material como para tomar una decisión al respecto.

4.2 CLADOGRAMAS

La morfología externa y sobre todo los genitales parecen indicar que los taxa estudiados constituyen un grupo monofilético de especies dentro del género *Antheraea*, lo que ha sido sugerido por Michener (1952) y Ferguson (1972). Lemaire (com. pers.) coincide también en este punto, aunque considera la posibilidad que alguna o algunas especies asiáticas como *A. compta* Rothschild pudieran quedar incluidas dentro de este grupo.

Sorprendentemente para un grupo tan popular entre colectores, el género *Antheraea* nunca ha sido objeto de una adecuada revisión a nivel mundial. Esto tiene dos consecuencias directas sobre mi trabajo: (1) no fue posible establecer definitivamente si existe un conjunto de autapomorfias que definan a las especies americanas de *Antheraea* como monofilético; y (2) afecta directamente la elección del grupo externo. Sobre este último punto, en el caso de que realmente sean un grupo monofilético, el grupo hermano sería otro u otros grupos de especies asiáticas. Debido a la posibilidad señalada por Lemaire de que alguna especie asiática forme parte de un clado con los taxa

americanos no incluí a ningún taxa asiático en el grupo externo y opté por utilizar a *Actias*, basándome en los resultados cladísticos del análisis para los géneros americanos de Saturniini.

Mi análisis indica que todas las subespecies de *A. polyphemus*, reconocidas en los más recientes trabajos sistemáticos de *Antheraea*, constituyen un grupo monofilético; por lo que considero que *A. p. oculatea* no es una especie diferente como lo consideró probable Ferguson (1972). Los cambios de posición de los taxa de *A. polyphemus* en los cuatro cladogramas más parsimoniosos y el nivel de homoplasia quizá estén influidos por un cierto flujo genético entre las subpoblaciones, como fue considerado por Ackery y Vane-Wright (1984) para subespecies de organismos tan vágiles como lepidópteros.

Los dos grupos monofiléticos más importantes GOD-MON y el de las subespecies de *A. polyphemus* están definidos por un carácter en los genitales (forma del uncus), uno del patrón de dibujo alar (presencia o ausencia de la raya antemediana en la cara ventral de las alas posteriores) y tres del perfil alar (ondulado del margen externo de las alas anteriores, prominencia del ángulo apical de las alas anteriores y posteriores). De las subespecies de *A. polyphemus*, MEX y SSP aparecen, en todos los casos, como taxa hermanos y los más apomórficos.

La poca información acerca de la ecología, estadios inmaduros, datos moleculares y casi cualquier otro aspecto, no permite hacer uso de evidencia adicional para explicar más a fondo, o en su caso desechar las hipótesis de los cladogramas. Sin embargo, al analizar la distribución de los taxa en estudio, se observa una correlación entre la distribución de las subespecies de *A. polyphemus* y el cladograma retenido durante la ponderación sucesiva. POL, la subespecie más plesiomórfica, tiene la distribución más septentrional; MEX y SSP, las más apomórficas, son las que llegan en su distribución más al sur. Por su parte, OCU y OLI tienen una posición intermedia tanto en el cladograma como en la distribución.

Considero prematuro intentar dar una explicación sobre los modos de especiación que intervinieron en la formación de los taxa americanos de *Antheraea*, debido a la poca información, la falta de consenso sobre áreas de endemismo y a que no se cuenta con cladogramas de áreas basados en información geológica (como se discute en el siguiente apartado).

Finalmente, es necesario señalar las limitaciones de mi análisis cladístico. En primer lugar se debe indicar la ambigüedad que existe en la codificación de los caracteres del grupo externo. Once de los 19 caracteres de la matriz de datos (Tabla 2) en el caso de *Actias* fueron codificados como "?", por lo que, durante su ejecución, el algoritmo asigna los valores "0" y "1" a los mismos,

retenido el valor que permita la obtención de los árboles más cortos. Estos valores pueden coincidir o no con el estado ancestral.

Otro punto de discusión resulta de la posibilidad, ya señalada, de que el grupo de especies estudiado, forme un grupo monofilético con alguna o algunas especies asiáticas. Existen pocos estudios sobre los efectos de la adición de taxa sobre la estructura de un cladograma dado (Miller, 1991). Gauthier et al. (1988) han indicado que el descubrimiento de ciertos tipos de taxa, especialmente plesiomórficos, pueden cambiar considerablemente la estructura de los cladogramas. Así mismo, Doyle y Donoghue (1987, *apud* Miller, 1991), concluyeron que la adición de taxa puede proveer nuevas combinaciones de caracteres que provoquen cambios en la topología de los cladogramas.

Si la matriz de datos (Tabla 2) es analizada considerando los caracteres 4-8 como aditivos, la topología cambia drásticamente, apareciendo las subespecies de *A. polyphemus* como polifilética. Sin embargo, cuando no es posible establecer hipótesis razonables sobre las series de transformación es preferible codificar los caracteres como no aditivos (Crisci, *com. pers.*).

Se ha considerado que el estudio de los estadios inmaduros es crucial en la determinación de las relaciones filogenéticas de los insectos holometábolos. Los estudios ontogenéticos que involucren todos los estadios larvales, así como los pupales pueden ser de gran importancia en proveer caracteres que ayuden a solucionar algunos problemas cladísticos (Miller, 1991). Miller (*op. cit.*) concluyó para la familia Notodontidae, que algunos grupos pueden ser definidos tan solo con datos de caracteres de adultos, en tanto que otros son más fáciles de definir con base en caracteres larvarios. Si bien, aparentemente estos caracteres son más útiles en el análisis de relaciones genealógicas a niveles taxonómicos supragenéricos. Desafortunadamente, sólo se conocen los estadios inmaduros de *A. p. polyphemus*, por lo que su importancia en el análisis de las relaciones cladísticas de *Antheraea* continúa por ser estimada en el futuro.

Por último cabe señalar, que no se han realizado estudios que aporten datos moleculares, los cuales pueden probar ser particularmente informativos.

4.3 BIOGEOGRAFIA

4.3.1 Patrones de dispersión.

La interesante distribución de los géneros *Saturnia*, *Actias* y *Antheraea*, ha llamado la atención de investigadores desde hace tiempo. Hasta el momento, las hipótesis para explicar su singular distribución se basan exclusivamente en postulados dispersionistas.

De gran importancia en las tesis dispersionistas es el tema del centro de origen. Debido a que la subfamilia Saturniinae se encuentra mejor representada en los trópicos del Viejo Mundo, se considera que la mayor parte de la historia evolutiva de este grupo ha tomado lugar en dicho sitio. Los saturninos americanos pudieron haberse originado a partir de unas cuantas (quizá cuatro) especies ancestrales que lograron invadir el Nuevo Mundo. Las especies neárticas de *Saturnia*, *Actias* y *Antheraea* son consideradas congénicas con sus parientes del Viejo Mundo. *Agapema* y *Copaxa* parecen más alejados y pueden descender de ancestros más antiguos, parecidos a *Saturnia* (Ferguson, 1971). La gran diversidad de los grupos americanos de Saturniidae, incluyendo los elementos más primitivos de la familia, junto con la ocurrencia en el neotrópico de las únicas familias que parecen estar cercanamente relacionadas con Saturniidae (*Oxytenidae* y *Cercophanidae*), indicarían que el grupo como unidad surgió en el hemisferio occidental y sin duda en el trópico americano. A partir de aquí, se dispersó al Viejo Mundo en un estado temprano de evolución, antes de que los grupos a nivel subfamilia, como se conocen actualmente, hubieran comenzado a diferenciarse. Por lo anterior, se considera que la subfamilia Saturniinae se desarrolló y diversificó en el Viejo Mundo, y entonces, unos cuantos representantes de este grupo emigró de regreso a América después de haber adquirido los caracteres tribales, o en algunos casos incluso caracteres genéricos (como en *Saturnia*, *Actias* y *Antheraea*) (Michener, 1952; Ferguson, 1971).

Generalmente se acepta que todos los intercambios faunísticos de esta naturaleza, entre el Viejo y Nuevo Mundo, tuvieron lugar a través del puente de Behring, conectando Alaska y Siberia, donde las fluctuaciones climáticas y del nivel del mar crearon una ruta apropiada de migración para incluso para formas terrestres de climas cálido-templado a subtropical durante varios intervalos en el pasado. Haffter (1976) concluye que durante la mayor parte del cenozoico, el puente ha sido un corredor filtro. El mismo autor señala que estos taxa debieron penetrar a América muy tempranamente, cuando el puente de Behring se encontraba bajo condiciones templado a templado-cálidas, o sea entre el Cretácico y el Eoceno. Además, corresponden a géneros o grupos muy antiguos, como lo demuestra su muy amplia distribución mundial, que para el caso de *Antheraea* incluye las regiones paleártica, neártica,

oriental e incluso australiana (Australia tiene sólo tres géneros y 13 especies de satúrnidos, 11 de las cuales son de *Antheraea*). Por su origen y afinidades, así como la antigüedad de su penetración en América, los taxa de *Antheraea* quedarían agrupados en el patrón de dispersión Paleoamericano (Halffter, 1964, 1976, 1987).

De acuerdo con Halffter (1976), es muy probable que la penetración de estos elementos en la Zona de Transición Mexicana haya ocurrido antes del Mioceno, período en que principia una violenta orogenia que va a provocar la elevación del Altiplano Mexicano, así como la del Eje Neovolcánico y la conformación definitiva de las Sierras Madres. La distribución actual de *Antheraea* coincide por otra parte, con el hecho señalado por el mismo autor de que las montañas han sido un importante factor de especiación, dando lugar a la aparición de formas endémicas no restringidas a las partes más altas, sino distribuidas en diferentes altitudes.

4.3.2 Análisis de Parsimonia de Brooks.

Aunque no existe consenso entre entomólogos respecto a las áreas de endemismo en México y Norteamérica, ni se han publicado cladogramas de áreas basados en evidencia geológica (Noonan, 1988), el cladograma de áreas derivado de los datos biológicos (Fig. 23) no es congruente con la información geológica disponible. De acuerdo con De Cserna (1960) y Guzmán y Cserna (1963), las sierras Madre Oriental, Madre del Sur y de Chiapas, alcanzaron su conformación actual hacia principios del Eoceno; la Sierra Madre Occidental entre el Oligoceno y Mioceno y finalmente, el Eje Neovolcánico y la Sierra de los Tuxtlas son de conformación Plio-Pleistocénica (datos semejantes son presentados por López, 1983). En el cladograma de áreas obtenido, la Sierra de los Tuxtlas aparece como plesiomórfica respecto al resto de la áreas en México y el Eje Neovolcánico como plesiomórfico respecto a la Sierra Madre Oriental y la Sierra de Chiapas. Por lo anterior, considero que en el momento en que se cuente con un cladograma de áreas basado en evidencia geológica para Norteamérica y México, éste y el cladograma encontrado en este trabajo serán no compatibles. Por otra parte, las subespecies de *A. polyphemus* aparecen como ancestrales respecto al ancestro de *A. godmani* y *A. montezuma*, por lo que el cladograma obtenido a partir del BPA no está apoyado por el árbol filogenético.

Brooks (1990) consideró que existen tres clases de distribuciones biogeográficas que complican el BPA: (1) más de un miembro del mismo clado en una misma área; (2) los taxa de distribución amplia; y (3) "grupos múltiples" y "taxa ausentes". De éstas, las dos primeras se podrían aplicar al cladograma de áreas obtenido, sin embargo, el número (1) es poco probable, ya que

no existe homoplasia en el árbol ($ic = 1.00$) y por lo tanto no existen paralelismos que pudieran considerarse episodios de dispersión. Además, no se encontró, en ninguna rama, más de una autapomorfia, por lo que se descartan episodios de doble especiación (especiación alopatrica periférica modo II de Wiley, 1981; Wiley & Mayden, 1985). Otro posible punto de discusión resulta de un problema analítico producto del "inclusive ORing", si un número grande de taxa relativamente derivados se dispersaron hacia áreas relativamente primitivas. En este caso se esperaría que el cladograma construido a partir de los códigos binarios, aunque tuviera un índice de consistencia de 1.00, mostrara unas relaciones de áreas no congruentes con la historia geológica de las mismas. Desafortunadamente esto sólo será posible de corroborar hasta que se cuente con un cladograma basado en evidencia geológica.

Por otra parte, el problema de los "taxa con distribución amplia", puede estar afectando directamente los resultados obtenidos, ya que *A. godmani* se encuentra distribuido en las sierras Madre Oriental y de Chiapas, en tanto que *A. p. mexicana* se encuentra en las sierras Madre del Sur, Madre Oriental, de Chiapas y en el Eje Neovolcánico. El problema de los "taxa con amplia distribución" ha sido reconocido desde los inicios de la Biogeografía de la Vicariancia" (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1988a, b; Noonan, 1988; Brooks, 1990). Su presencia puede deberse a que los taxa se han dispersado a partir de su área de origen hacia otras áreas, o porque no han respondido especiando (o subespeciando) ante los fenómenos de vicariancia. La presencia de taxa con amplia distribución son tratados en el BPA como plesiomórfica para todas las áreas ocupadas, lo que puede producir dos tipos de ambigüedad: (1) relaciones soportadas por el BPA que no son consistentes con los resultados originales de filogenia utilizados como caracteres y (2) postulados de extinción secundaria del taxon con amplia distribución, si no se encuentra en todas las áreas unidas históricamente (Brooks, 1990). De éstas, la (1) se presenta en el cladograma de áreas obtenido. Wiley (1988a, b) ha sugerido que cuando el cladograma de áreas entra en conflicto con las relaciones de grupos hermanos, el BPA sea ejecutado empleando una regla de optimización que impida regresiones ("dollo"). Sin embargo, para realizar este procedimiento es necesario contar con un adecuado cladograma de áreas histórico-geológico con el cual comparar los resultados del BPA, ya que esta "optimización" lleva a la eliminación de las extinciones que son un fenómeno real y los enfoques de la biogeografía histórica que eliminan o minimizan los posibles efectos de cualquier proceso evolutivo particular a priori, han sido fuertemente criticados (Cracraft, 1988; Noonan, 1988).

Noonan (1988), después de analizar la distribución de 22 géneros de 11 familias y seis órdenes de insectos en México y Norteamérica, llegó a la conclusión de que los patrones generales de los insectos sugieren otros factores y no únicamente vicariancia

ordenada. El análisis de los cladogramas de áreas reducidos para los grupos de insectos antes mencionados, mostró diez zonas de disyunción que separan taxa hermanos alopátricos.

Varias de las áreas de disyunción encontradas por Noonan (*op. cit.*) están relacionadas con la distribución actual de los taxa de *Antheraea*. Los clados formados por OLI-OCU y MEX-SSP están relacionadas con la quinta zona de disyunción en el desierto de Arizona y Nuevo México que separa taxa en las siguientes áreas de endemismo: (1) regiones al oeste de la zona en E.U.; (2) montañas de México y en algunas formas también del norte de Centroamérica; y (3) lugares aislados, como zonas altas y montañas en el desierto dentro de la misma zona cinco. A su vez OLI y OCU están relacionados con la zona diez, que separa taxa hermanos del sur de las Montañas Rocosas de aquellas de la parte media y septentrional.

Existe otra relación muy interesante entre las zonas de disyunción de Noonan con otras distribuciones de *Antheraea*, ya que las zonas tres, siete, ocho y nueve, en lugar de separar taxa hermanos, están ocupadas por alguno de los taxa en estudio. La zona tres representa la barrera montañosa combinada de las sierras Madre Occidental y Madre Oriental en el norte de México, habitadas la primera por OCU y la segunda por MEX y GOD. La zona siete separa taxa hermanos en el noreste de México de aquellos inmediatamente al sur, e incluye al menos en parte a la Sierra Madre Oriental que como ya se indicó es habitada por MEX y GOD. Por su parte, la zona ocho incluye taxa en el norte y norte-centro de México que tienen sus parientes más cercanos en el sur o centro-sur de México, y corresponde al Eje Neovolcánico, en el que se distribuyen NOM y MEX. Finalmente, la zona nueve separa taxa hermanos en el sur de México en un componente septentrional y otro austral; corresponde en parte a la Sierra Madre del Sur, en donde se ha recolectado MEX.

El problema de los patrones encontrados por Noonan (1988), radica en que varias de las áreas separadas por la misma zona de disyunción tienen áreas hermanas diferentes. Esta falta general de concordancia entre áreas puede deberse a uno o una combinación de los siguientes factores: (1) dispersión a través de barreras; (2) oportunidad para una dispersión cíclica y vicariancia debido a la aparición y desaparición cíclica de barreras en muchas zonas; (3) cambios drásticos en los rangos durante el Pleistoceno u otros tiempos; y (4) extinción de taxa (*cfr.* Kluge, 1988).

Es posible que varios de los factores arriba mencionados hayan oscurecido los efectos de la vicariancia sobre las distribuciones de *Antheraea* en Norteamérica. Considero razonable que el rango del ancestro de todos los taxa actuales de *Antheraea* se haya dividido en dos componentes, uno septentrional que posteriormente daría origen a *A. polyphemus* y uno austral del cual surgirían *A. godmani* y *A. montezuma*; sin embargo desconozco que fenómenos geológico o climáticos pudieron haber causado dicha

disyunción. En el caso de la disyunción OLI-OCU con POL, es válido suponer que coincide con la zona cinco de Noonan (1988), relacionada con hábitats xéricos desarrollados durante las grandes oscilaciones climáticas desde aproximadamente el Eoceno hasta el post-Pleistoceno. Por su parte, la disyunción entre OLI y OCU (zona diez de Noonan) también estaría relacionada con fenómenos climáticos, especialmente la precipitación. El aislamiento de SSP y su separación de MEX parece estar relacionado con la retracción de los hielos glaciares en el Pleistoceno, que permitió la formación de bosques de encino relictuales en zonas de clima caliente de México, como es el caso de la Sierra de los Tuxtles.

La separación actual de las especies GOD y MON quizá está relacionada con la formación del Eje Neovolcánico durante el Plioceno-Pleistoceno, que Noonan (*op. cit.*) concluye apareció como barrera una sola vez, pero para la cual no hay datos disponibles sobre si existieron intervalos que pudieran haber permitido el restablecimiento temporal de rangos a través del área entre erupciones.

Por otra parte, las distribuciones de MEX (y posiblemente de SSP), así como la separación del rango de GOD (en las sierras Madre Oriental y de Chiapas), parecen estar afectadas por fenómenos de dispersión. Es razonable que las fluctuaciones ambientales hayan resultado en alteraciones de la facilidad con la que los insectos pudieron extender sus rangos en el pasado. (Véase Noonan, 1988). El clima en la mayor parte de Norteamérica era de tropical a templado-cálido hasta aproximadamente el Eoceno; a partir de éste y hasta el post-Pleistoceno ha oscilado ampliamente con algunos periodos, como los glaciares pleistocénicos, relativamente fríos y otros más cálidos o secos. Algunos insectos vágiles, entre los que se pueden encontrar los taxa arriba mencionados, fueron forzados hacia el sur durante los periodos glaciares, muchos de los cuales se expandieron posteriormente hacia el norte en épocas postglaciares (Scudder, 1979). Numerosas distribuciones de insectos en Norteamérica y México fueron afectadas grandemente durante el Pleistoceno, y dichos cambios explican parcialmente la incompatibilidad entre los cladogramas de área (Noonan, 1988).

Para aceptar o refutar las hipótesis señaladas anteriormente (en especial lo referente a eventos de dispersión) sobre la biogeografía de *Antheraea* en México y Norteamérica, es necesario contar con un adecuado cladograma de áreas basado en la geología histórica de la zona. Otra opción, o un complemento con la anterior, sería analizar un gran número de clados, ya que así como esperamos hipótesis filogenéticas más robustas a partir del análisis de un gran número de caracteres, el BPA generará mejores resultados cuando más de un clado sea analizado (Brooks, 1981). Además considero indispensable hacer un estudio cladístico que incluya a todos los taxa de *Antheraea*, ya que incongruencias biogeográficas resultarán de errores en los cladogramas de taxa,

debido a malas interpretaciones de las relaciones cladísticas o por no considerar parientes cladísticos fuera del área de estudio (Noonan, 1988; Kluge, 1988).

Finalmente es importante señalar la observación realizada por Noonan (1988) de que si más estudios biogeográficos de los insectos de Norteamérica y México continúan mostrando heterogeneidad de patrones de distribución, entonces ésta es importante en sí misma.

5. CONCLUSIONES

El género *Antheraea* está representado en América por dos especies monotípicas *A. godmani* y *A. montezuma* y una especie politípica con cinco subespecies *A. p. polyphemus*, *A. p. oculea*, *A. p. olivacea*, *A. p. mexicana* y una nueva subespecie no nominada de los Tuxtlas, Veracruz.

Se registra a *A. p. mexicana* por primera vez para los estados de Michoacán, Guerrero, Morelos, Nuevo León y Tamaulipas.

Aparentemente, algunos taxa americanos de *Antheraea* están adaptados para mantener bajas poblaciones, lo que ha sido considerado ventajoso para mantener la estabilidad, y que está relacionada con el bajo número de ejemplares en colecciones.

A. p. mexicana y la nueva subespecie de los Tuxtlas se encuentran asociadas principalmente al bosque de pino-encino; en tanto que *A. montezuma* y *A. godmani* al bosque mesófilo de montaña. La nueva subespecie de es de especial importancia biogeográfica, debido a que es endémica de un bosque relictivo de pino-encino de Sierra de Santa Marta, en los Tuxtlas, Veracruz.

Cinco caracteres que no habían sido utilizados en estudios previos de *Antheraea* son de importancia sistemática: (1) la forma de las proyecciones del uncus; (2) la posición del primer proceso de la transtilla; (3) la forma del lóbulo medio del sáculo en vista ventral; (4) la forma de la juxta, en vista lateral; y (5) forma del ápice del edeago.

La vesica en los machos de *A. montezuma*, tiene posición dorsal y no ventral como fue señalado por Lemaire (1978).

El análisis cladístico de los géneros americanos de Saturniini indica que *Actias* es el grupo hermano de *Antheraea*.

Se obtuvieron cuatro árboles igualmente parsimoniosos del análisis cladístico de los taxa americanos de *Antheraea*, con una longitud de 30 pasos, un índice de consistencia 0.80 y un índice de retención de 0.71. Un sólo cladograma fue retenido después de aplicar el procedimiento de ponderación sucesiva.

Se reconocen tres grupos monofiléticos: (1) *A. godmani* - *A. montezuma*; (2) las subespecies de *A. polyphemus*; y (3) *A. p. mexicana*-*A. polyphemus* ssp.

M. A. Balcázar L.

De acuerdo con los patrones de dispersión propuestos por Halffter (1964, 1976, 1978), *Antheraea* queda ubicado dentro del Patrón Paleamericano.

El análisis de parsimonia de áreas (BPA) dio como resultado un solo árbol de longitud mínima, con 13 pasos y un índice de consistencia 1.00; no compatible con la información geológica disponible.

Es posible que varios de los factores señalados por Noonan (1988), hayan obscurecido los efectos de la vicariancia sobre las distribuciones de *Antheraea* en Norteamérica: (1) dispersión a través de barreras; (2) oportunidad para una dispersión cíclica y vicariancia debido a la aparición y desaparición cíclica de barreras en muchas zonas; (3) cambios drásticos en los rangos durante el Pleistoceno u otros tiempos; (4) extinción de taxa y (5) errores en el cladograma de taxa o de no incluir a los taxa fuera del área de estudio.

La poca información acerca de la ecología, estadios inmaduros, datos moleculares y casi cualquier otro aspecto referente a los taxa de *Antheraea*, señalan claramente la necesidad de profundizarlos.

Se propone abordar la realización de cladogramas de áreas basado en la geología histórica de México y Norteamérica; así como analizar un gran número de clados ya que el BPA generará mejores resultados cuando más de un clado sea analizado.

AGRADECIMIENTOS

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la U.N.A.M., por la beca que me otorgó para realizar mis estudios de Maestría.

Al Instituto de Biología de la U.N.A.M., por permitirme el uso de sus instalaciones, colecciones y equipo.

Quiero resaltar mi más sincero agradecimiento al Dr. Carlos R. Beutelspacher B. por iniciarme en el estudio de los lepidópteros, su atinada dirección de mi trabajo de investigación, su apoyo incondicional y amistad.

Al Dr. Claude Lemaire, quien a pesar de la distancia siempre estuvo dispuesto a colaborar mediante información y literatura, así como la discusión de puntos de interés para mi trabajo.

Al Comité Tutorial: Dra. Anna Hoffmann M., M. en C. Héctor Pérez, M. en C. Enrique González S., M. en C. Jorge Llorente B. y Dr. Santiago Zaragoza C. por su orientación y sugerencias a lo largo de los trabajos de investigación, así como por la revisión crítica del trabajo final.

Al Dr. Harry Brailovsky, por su gran apoyo como Jefe del Departamento de Zoología, I.B.U.N.A.M. y la revisión del presente trabajo.

Al Dr. Bert Kohlmann por su cuidadosa revisión, atinados comentarios y sugerencias en Cladística y Biogeografía para mejorar el trabajo, así como sus enriquecedoras pláticas.

A todos mis compañeros del Instituto de Biología, por su ayuda y compañerismo que hicieron más fácil y agradable el trabajo.

Al Biol. Miguel A. Torres T. por su invaluable amistad y particulares sugerencias.

Al M. en A. Joel Bonales V. y Cristina Revuelta M. por su gran amistad e incondicional ayuda.

De igual forma y con profundo y especial cariño a toda mi familia, en especial a mis padres por su ejemplo y formación. A la familia Revuelta Morales por su afecto e interés en mi trabajo.

Finalmente, a mi esposa, Isabel, sin cuyo amor y apoyo no hubiera sido posible la realización de este trabajo, y a mi hijo que vino a darme un nuevo y gran motivo para seguir adelante.

[The text in this section is extremely faint and illegible. It appears to be a series of paragraphs or a list of items, but the specific content cannot be discerned.]

6. LITERATURA CITADA

- ACKERY, P.R. & I. VANE-WRIGHT. 1984. *Milkweed butterflies: their cladistics and biology*. University Press, London. 768 pp, 73 pl.
- BEUTELSPACHER, C.R. 1983. *Cómo hacer una colección de mariposas*. Publicaciones de divulgación 1, Instituto de Biología, UNAM, México. 81 pp, 16 pl.
- BOUVIER, E.L. 1936. Etude des Sturnioides normaux, Famille des Saturniidés. *Mém. Mus. Nat. Hist. Natl. Paris*, nouv. ser. 3:1-350, figs. 1-82, pls. 1-12.
- BORROR, D.J., D.M. DELONG & C.A. TRIPLEHORN. 1976. *An introduction to the study of insects*. Fourth edition. Holt, Reinhart and Winston, New York. 852 pp.
- BROOKS, D.R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool.*, (3):229-249.
- 1990. Parsimony analysis in Historical Biogeography and Coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.*, (1): 14-30.
- COLLINS, N.M. & R.D. WEAST. 1961. *Wild silk moths of The United States*. Collins Radio Company, Cedar Rapids, Iowa. iii + 138 pp.
- CRACRAFT, J. 1988. Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Syst. Zool.*, 37:221-236.
- CRAMER, P. [1775-1776]. *De uitlandsche Kapellen Voorkomende in de drie Waereld-Deelen Asia, Africa en America*. Amsterdam, S.-J. Baalde. 1 Deel, xxx + 16 + 155p., 2 front. (1 col.), pl. col. h.-t. 1-96 (1779).
- CRESSEY, R.F., B. COLLETTE, & J. RUSSO. 1983. Copepods and sombrid fishes: A study in host-parasite relationships. *Fish. Bull.*, 81:227-265.
- CROIZAT, L., G. NELSON & D.E. ROSE. 1974. Centers of origin and related concept. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.

- DARLINGTON, P.J. 1957. *Zoogeography*. John Wiley & Sons, Inc., New York. 675 pp.
- De CERNA, Z. 1960. Orogenesis in time and space in Mexico. *Geol. Rundschau* 50:585-605.
- DOYLE, J.A. & M.J. DONOGHUE. 1987. The importance of fossils in elucidating seed plant phylogeny and macroevolution. *Rev. palaeobot. Palynol.* 50:63-95.
- DRAUDT, M. 1929-1930. 12 Familie: Saturnidae [sic], In Seitz, A. (Ed.), *Die Grossschmetterlinge der Erde, 6 (Die Amerikanischen Spinner und Schwärmer)*. Stuttgart, A. Kerner. pp. 713-827, pl. col. h.-t. 101-137, 142.
- DRUCE, H. 1892. Description of a new genus and some new species of Heterocera from Central America. *Ann. Mag. nat. Hist., (6) 9 (42):*275-279.
- EHRlich, P.R. & A.H. EHRlich. 1961. *How to know the butterflies*. W.M.C. Brown Company Publishers, Iowa. 262 pp.
- FARRIS, J.S. 1988. *Hennig86. Version 1.5. Documentation*.
- 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5:417-419.
- FERGUSON, D.C. 1971-72. *Bombycoidea (Saturniidae)*. in Dominick, R.B. et al. (eds.) *The moths of America North of Mexico*. Fasc. 20.2, 275 + xxi pp, 22 pl.
- FORBES, W.T.M. 1923. The Lepidoptera of New York and neighboring states. *Memoir 68, Cornell Agr. Exp., Part I*.
- GAUTHIER, J.A., A.G. KLUGE & T. ROWE. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics* 4:105-209.
- GUZMAN, E.J. y Z. De CERNA. 1963. Tectonic history of Mexico, In *The Backbone of the Americas - Tectonic history from pole to pole*. Symposium. *Memoir No. 2. Amer. Assoc. Petrol. Geol.* pp. 113-129.
- HALFFTER, G. 1964. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *An. 2ndo Congr. Lat. Am. Zool., Sao Paulo* 1:51-61.
- 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 35:1-64.

- 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.* 39-40: 219-222.
- 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entomol.* 32:95-114.
- HARDWICK, D.F. 1950. Preparation of slide mounts of Lepidopterous genitalia. *Can. Entom.* 82:231-235.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana.
- HOFFMANN, C.C. 1942. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Tercera parte. Sphingoidea y Saturnioides. *An. Inst. Biol. México* 13:213-256.
- HOWE, W.H. 1975. *The butterflies of North America*. Doubleday & Co., Inc., Garden City, N.Y. 633 pp.
- KIRBY, W.F. 1892. *A synonymic catalogue of Lepidoptera Heterocera (Moths)*. Vol. 1., *Sphinges and Bombyces*. Gurney & Jackson, London. xii + 951 pp.
- KLOTS, A.B. 1970. *Lepidoptera*. In S.L. TUXEN (ed.), *Taxonomist's glossary of genitalia in Insects*. Second Edition. Munksgaard, Copenhagen. pp. 115-130.
- KLUGE, A.G. 1988. Parsimony in Vicariance Biogeography: A quantitative method and a greater antillean example. *Syst. Zool.*, 37(4):315-328.
- LEMAIRE, C. 1975. Liste synonymique des Attacidae américains [Lep.] Première partie: Attacinae Blanchard, 1840. *Bull. Soc. ent. France* 80:89-98.
- 1978. *Les Attacidae Américains. The Attacidae of America (=Saturniidae)*. Attacinae. C. Lemaire (ed.), Neully-sur-Seine. 238 pp, 49 pl.
- 1979. Description de trois Attacidae Indo-Australiens. *Lambillionea*, 78 (11-12):89-96.
- LOPEZ, E. 1983. *Geología de México*. Secretaría de Educación Pública, México. 453 pp.
- MADDISON, W.P., M.J. DONOGHUE & D.R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.*, 33:83-103.

- MICHENER, C.D. 1952. The Saturniidae (Lepidoptera) of the Western Hemisphere. Morphology, Phylogeny and Clasification. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 98:335-507.
- MILLER, J.S. 1987. Phylogenetic studies in the Papilioninae (Lepidoptera: Papilionidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 186:365-512.
- 1991. Cladistics and clasification of the Notodontidae (Lepidoptera: Noctuoidea) based on larval and adult morphology. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 204:1-230.
- NELSON, G. & N. PLATNICK. 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- NEUMOEGEN, B. 1883. On some new species of Arctia and Sundry variations. *Papilio*, 3:70-71.
- NOONAN, G.R. 1988. Biogeography of North American and Mexican insects, and a critique of vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37(4):366-384.
- PACKARD, A.S. 1914. Monograph of the Bombycine moths of North America, part 3 (Edited by T.D.A. Cockerell). *Mem. Natl. Acad. Sci.*, 12:1-206.
- PASTRANA, J.A. 1985. *Casa, preparación y conservación de insectos*. Segunda Edición. El Ateneo, Buenos Aires. x + 234 pp.
- PLATNICK, N.I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. *Cladistics* 5:145-161.
- PLATNICK, N.I & G. NELSON. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27:1-16.
- SARUKHAN K., J. 1968. Los tipos de vegetación arbórea de la zona cálido-húmeda de México. In: T.D. PENNINGTON & J. SARUKHAN. *Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y FAO. México, D.F. pp. 3-46.
- SCUSSLER, H. 1936. Syssphingidae. In Strand (Ed.) *Lepidopterorum Catalogus*, part 70. Berlin. pp. 1-230
- SCUDDER, G.G.E. 1979. Present patterns in the fauna and flora of Canada. pp. 87-179 In: Canada and its insect fauna (H.V. Danks ed.). *Mem. Entomol. Soc. Can.*, 108:87-179.
- SMITHE, . 1975. *The naturalist's color guide*. American Museum of Natural History. New York. s.n.p. 17 láms. color.

Sistemática y Biogeografía de Antheraea

- SOUSA, M. 1968. Ecología de las leguminosas de los Tuxtlas, Veracruz. *An. Inst. Biol. Mex. Ser. Bot.* 39:121-160.
- WATROUS, L. & Q. WHEELER. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30:1-11.
- WILEY, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics.* John Wiley & Sons, Inc., New York. xv + 439 pp.
- 1988a. Vicariance Biogeography. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 19:513-542.
- 1988b. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37(3):271-290.
- WILEY, E.O. & R.L. MAYDEN. 1985. Species and speciation in phylogenetic systematics, with examples from the North American Fish fauna. *An. Missouri Bot. Gard.*, 72:596-635.